الطبعة الثانية

الحشرات

التركيب و الوظيفة

« الجزء الأول »

تأليف

ر. ف. شابمان



ترجمة

أ.د. أحمد لطفي عبد السلام

أ.د. ... جاد الله

د. ... يد

أ.د. ... شعراوى

أ.د. أحمد علي جمعه

أ.د. منير محمد متولى

مراجعة

أ.د. عصمت عبد القادر القاضي

Bibliotheca Alexandrina
0156818

الدار العربية للنشر والتوزيع

اهداءات متنوعة

DIFFERENT GIFTS

الحشرات

التركيب و الوظيفة

الطبعة الثانية

الحشرات

التركيب و الوظيفة

تأليف

د. ف. شابمان

ترجمـــة

د. أحمد لطفى عبد السلام
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة جامعة الأزهر

د. أحمد على جمعة
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة عين شمس

د. أحمد إسماعيل جاد الله
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة الأزهر .

د. منير محمد متولى
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة الأزهر

د. فائزة مرعى أحمد
أستاذ الحشرات المساعد
كلية الزراعة - جامعة عين شمس

مراجعـــة

دكتور . محمد فوزى الشعراوى
نائب رئيس جامعة عين شمس
عميد زراعة عين شمس « سابقاً »

د. عصمت عبد القادر القاضى
أستاذ الحشرات كلية الزراعة
جامعة عين شمس



الدار العربية للنشر والتوزيع

حقوق النشر :

THE INSECTS

Structure and Function

★ الطبعة الانجليزية

★English Edition:

Hodder and Stoughton

Copyright © 1969 and 1971 R.F. Chapman.
All rights reserved. No part of this publication many be reproduced or transmitted in any Form or by any means, electronic or mechanical, including photocopy, recording, or any information storage and retrieval system without Permission in Writing From The Publisher.

★ الطبعة العربية :

★ Arabic Edition:

ــ الطبعة العربية الأولى ١٩٨٦ .
ــ الطبعة العربية الثانية ١٩٨٨ .

ISBN - 977 - 1475 - 24X

جميع حقوق الطبع والنشر محفوظة © للدار العربية للنشر والتوزيع
١٧ ش نادى الصيد ــ الدقى ــ القاهرة
ت : ٧١٨٠٠٦ ــ ٨٣٧١٩٦

لا يجوز نشر أى جزء من هذا الكتاب أو إختزان مادته بطريقة الإسترجاع أو نقله على أى وجه أو بأى طريقة سواء كانت الكترونية أو ميكانيكية أو بالتصوير أو بالتسجيل أو خلاف ذلك إلا بموافقة الناشر على هذا كتابة ومقدما .

المحتويـــات

القسم الأول

الرأس ، تناول الغذاء ومعدل الاستفادة منه

القسم الثانى
الصدر والحركة

القسم الثالث
البطن والتناسل والتطور

القسم الرابع

الجليد والتنفس والإخراج

القسم الخامس
الجهاز العصبى والجهاز الحسى

القسم السادس

الدم ، الهرمونات والفرمونات

مقدمة الناشر

يتزايد الاهتمام باللغة العربية فى بلادنا يومًا بعد يوم ، ولاشك أنه فى الغد القريب ستستعيد اللغة العربية هيبتها التى طالما امتهنت وأذلت من أبنائها وغير أبنائها ، ولا ريب فى أن إذلال لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقافى وفكرى للأمة نفسها ، الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالًا ونساءً ، طلابًا وطالبات ، علماء ومثقفين ، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة التى اعترف المجتمع الدولى بها لغه عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم ؛ لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة استوعبت — فيما مضى — علوم الأمم الأخرى ، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية ؛ فكانت لغة العلوم والآداب ، ولغة الفكر والكتابة والمخاطبة .

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به دول أوروبا اليوم يرجع فى واقعه إلى الصحوة العِلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى . فقد كان المرجع الوحيد للعلوم الطبية والعلمية والاجتماعية هو الكتب المترجمة عن العربية لابن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من عمالقة العرب . ولم ينكر الأوروبيون ذلك ، بل يسجل تاريخهم ما ترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق ، وهذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف ، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم ، وأن غيرها ليس بأدق منها ، ولا أقدر على التعبير . ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركى ، ثم البريطانى والفرنسى ، عاق اللغة من النمو والتطور ، وأبعدها عن العلم والحضارة ، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير ، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة ، اندفع الرواد من اللغويين والأدباء والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها ، حتى أن مدرسة قصر العينى فى القاهرة ، والجامعة الأمريكية فى بيروت درَّستا الطب بالعربية أول إنشائهما . ولو تصفحنا الكتب التي ألفت أو تُرجمت يوم كان الطب يدرس فيها باللغة العربية لوجدناها كتبًا ممتازة لا تقل جودة عن أمثالها من كتب الغرب فى ذلك الحين ، سواء فى الطبع ، أو حسن التعبير ، أو براعة الإيضاح ، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد ، وسادت لغة المستعمز ، وفرضت على أبناء الأمة فرضًا ، إذ رأى الأجنبى أن فى خنق اللغة مجالًا لعرقلة تقدم الأمة العربية . وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها ، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبى فيما يتطلع إليه ، فتفننوا فى أساليب التملق له اكتسابًا لمرضاته ، ورجال تأثروا بحملات المستعمر الظالمة ، يشككون فى قدرة اللغة العربية على استيعاب الحضارة الجديدة ، وغاب عنهم ما قاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر : « علموا لغتنا وانشروها حتى نحكم الجزائر ، فإذا حَكمت لغتنا الجزائر ، فقد حكمناها حقيقة . »

فهل لى أن أوجه نداءً إلى جميع حكومات الدول العربية بأن تبادر — فى أسرع وقت ممكن — إلى اتخاذ التدابير ، والوسائل الكفيلة باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام ، والمهنى ، والجامعى ، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الاطلاع على تطور العلم والثقافة والانفتاح على العالم . وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب ، نظراً لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى ، وبذلك تزداد حصيلته الدراسية ، ويُرتفع بمستواه العلمى ، وذلك يعتبر تأصيلًا للفكر العلمى فى البلاد ، وتمكيناً للغة القومية من الازدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع ، وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم .

ولا يغيب عن حكومتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة ، أو تكاد تتوقف ، بل تُحارب أحيانًا ممن يشغلون بعض الوظائف القيادية فى سلك التعليم والجامعات ، ممن ترك الاستعمار فى نفوسهم عُقدًا وأمراضًا ، رغم أنهم يعلمون أن جامعات إسرائيل تم ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية ، وعدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزيد على خمسة عشر مليون يهوديًا ، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول ، واطلاعى وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآداب والتقنية ، كاليابان ، وإسبانيا ، ودول أمريكا اللاتينية ، ولم تشكك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة ، فهل أن العرب أقل شأنًا من غيرها ؟!

وأخيرًا .. وتمشيًا مع أهداف الدار العربية للنشر والتوزيع ، وتحقيقًا لأغراضها فى تدعيم الإنتاج العلمى ، وتشجيع العلماء والباحثين فى إعادة مناهج التفكير العلمى وطرائقه إلى رحاب لغتنا الشريفة ، تقوم الدار بنشر هذا الكتاب المتميز الذى يعتبر واحدًا من ضمن ما نشرته - وستقوم بنشره - الدار من الكتب العربية التى قام بتأليفها نخبة ممتازة من أساتذة الجامعات المصرية والعربية المختلفة .

وبهذا ... ننفذ عهدًا قطعناه على المُضِىّ قُدُمًا فيما أردناه من خدمة لغة الوحى ، وفيما أراده الله تعالى لنا من جهاد فيها .

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم ﴿ وَقُلِ اعْمَلُوا فَسَيَرَى اللهُ عَمَلَكُمْ وَرَسُولُه والمُؤمنُون ، وستُرَدّون إلى عالِمِ الغَيب والشَّهَادَة فَيُنبئكم بما كُنتُم تَعْمَلون ﴾ .

محمد دربالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

مقدمة الطبعة العربية

بسم الله الرحمن الرحيم

الحمد لله الذى هدانا لهذا وما كنا لنهتدى لولا أن هدانا الله ، والصلاة والسلام على سيدنا محمد وعلى آله وصحبه وسلم .

شاء الله سبحانه وتعالى أن نلتقى ، وكنا نفراً من الأصدقاء نعمل فى ميدان واحد وإن تباعدت أماكن عملنا ، قد جمع بيننا وحدة المنبت فنحن جميعاً من غراس معهد دراسى واحد ندين له بالعرفان والفضل ألا وهو كلية الزراعة بجامعة عين شمس ، هذا وإن كان نصفنا قد وفقه الله إلى العمل فى معهد آخر عريق ينتمى إلى جامعة شامخة وهى كلية الزراعة بجامعة الأزهر

وقد جذب إنتباهنا جميعا هذا المرجع الفذ فى علم الحشرات ، الذى يجرى على منوال فريد بين أقرانه ، إذ استخدم كل ضروب المعرفة فى مجالات هذا العلم وجمعها بين دفتيه لتفسر بعضها بعضا ، فالكتاب يفك ألغاز السلوك الحشرى فى البيئات الطبيعية ويصل إلى أعماقه بعد أن يكون قد وظف فى ذلك علوم الشكل والفسلجة والبيئة فى ترابط تام بينها ، وهذا أسلوب لم يسلكه من قبل أحد مما يسر الأمر على الدارسين سواء كانوا مبتدئين أم طلابا للدراسات العليا ، وكان من حسن حظ الجميع أن تضافرت جهود هذه النخبة الطيبة من علماء الحشرات فى جامعتين عريقتين على تعريب هذا المرجع العظيم وبذلوا فى ذلك جهدا مضنيا حتى أنجزوا هذا العمل الضخم الذى سيبقى دائماً صرحاً منيعاً أثمرته روح التعاون الأخوى والإلتقاء العلمى السديد . وقد قسم المرجع إلى جزئين يقوم الجزء الأول بدراسة المواضيع التى تهم طلبة مرحلة البكالوريوس بينما يتابع الجزء الثانى مجموعة من المواضيع التى تهم العاملين فى مجال علم الحشرات وبصفة خاصة طلبة الدراسات العليا والباحثين

وإننا لنرجو أن يقوم هذا المرجع بخدمة جميع الأخوة المشتغلين بعلم الحشرات ومقاومة الآفات فى مصر وباقى الدول العربية .

وفقنا الله لخدمة العلم .

دكتور أحمد لطفى عبد السلام
زراعة الأزهر

دكتور محمد فوزى الشعراوى
زراعة عين شمس

مقدمة الطبعة العربية الثانية

الحمد لله الذى هدانا لهذا ، وماكنا لنهتدى لولا أن هدانا الله ، والصلاة والسلام على سيدنا محمد وعلى آله وصحبه وسلم .

انطلاقــاً ......

من تلك الاستجابة الرائعة التى حدثت عند ظهور الطبعة الأولى لهذا الكتاب ، والتى فاقت توقعاتنا بشكل مثير إلى حد ما ، ورغبة منا فى أن نجرى بعض التعديلات لكى نصل بذلك النهج الدراسى إلى أفضل وجه ممكن ، ووقوفا على أفضل تحديث لمحتويات هذا الكتاب . من كل هذه العوامل أردنا إصدار هذه الطبعة الثانية ، وقد زيدت ونقحت بما تراءى لنا من إضافات جوهرية حديثة لهذا النهج ، وذلك حتى نظل كعهدنا دائماً ... حريصين على ما تحتمه الأمانة العلمية من إضافات ، ومؤكدين لقرائنا بأننا نطمح إلى تقديم ما يكفل لنا موضع الصدارة فى ميدان البحث والتنقيب عن كل مايهم جميع المهتمين بهذا اللون من المعرفة .

وفقنــا الله لخدمة العلــم

دكتور / أحمد لطفى عبد السلام

رئيس قسم وقاية النبات

كلية الزراعة ــ جامعة الأزهر

دكتور . محمد فوزى الشعراوى

نائب رئيس جامعة عين شمس

عميد زراعة عين شمس « سابقاً »

مقدمة الطبعة الأجنبية

بدأ إهتمامي الخاص بالحشرات بتتبع سلوكها تحت وقع أحوال بيئية شتى ، ثم دفعت بى الرغبة إلى محاولة فهم الأفعال التى تقوم بها الحشرات وكيفية قيامها بهذه الأفعال مما جذب إنتباهى إلى الولوج فى خضم الدراسات المورفولوجية والفسيولوجية ، وبالتالى فإن الأسس المورفولوجية والإيكولوجية لدراسة الحشرات كان لها أعظم الأثر فى عمق إدراكى للحشرة ، ومن هنا طوّعت وجهة النظر هذه لتكون الركيزة فى تدريس علم الحشرات للطلبة المبتدئين وكذا ممن يدرسون دراسات عليا .

وبالرغم من وجود مراجع مرموقة شتى تتناول المورفولوجى والفسيولوجى والتاريخ الطبيعى للحشرات ، إلا أنه ليس منها من حاول محاولة جادة لوضع المورفولوجى والفسيولوجى جنبا إلى جنب ليربط بين كل هذه الدراسات وبين سلوك الحشرة تحت الظروف الطبيعية ، وليس القصد من ذلك جعل هذا الكتاب كتابا للدراسات المقارنة ، ولكننى أتعشم أن يُعطى صورة عامة لفهم تكتيك الحشرة على الأقل بالقدر الذى تسمح به المعلومات الحالية

ويعكس التنظيم العام لأقسام الكتاب وفصوله الخط الذى يجرى فيه تفكيرى الخاص ويمكن للمرء أن يحقق أى تنظيم ، ولكننى أتعشم أن تخدم المقدمات الموجزة التى يستهل بها أى فصل فى الربط بين الأقسام التى لا تكون العلاقة بينها واضحة . وفى ذيل كل مقدمة استهلالية ، سطرت مجموعة من أهم المراجع التى تخص كل موضوع . وبالإضافة إلى ذلك فقد ضمنت هذا الكتاب قائمة بأكثر المراجع أهمية حيث لا يكون موضوع ما قد عولج بما فيه الكفاية من خلال المراجع التى تناولت هذا الموضوع . فى معظم الفصول كان الأمر يجرى على تزويدها بأحدث المراجع ليس فقط من أجل رفع القيمة العلمية لموضوعاتها بل أيضا من أجل فتح ما استغلق من أبواب إلى مداخل هذه الموضوعات .

وقد يسر ذكر الأصول التى استنبطت منها الرسوم والأشكال تمهيد الطريق إلى الوصول إلى المنابع الأولى لهذه الأصول .

وإننى لمدين إلى كثير من الناس الذين ساعدونى فى إنجاز هذا الكتاب ، ولكن المعاناة الرئيسية كانت تلك التى قاستها أسرتى ، فقد كان لى فى صبرهم وحسن تفاهمهم نعم المعين ، وبدونهم لم يكن هذا الكتاب ليرى النور ، وبالإضافة إلى ذلك فقد تولت زوجتى عبء مراجعة وتمحيص المؤلف كله .

وقامت صديقتى دكتورة لينا وود بتقديم أعظم العون قيمة حينما ساهمت بوضع بعض الإضافات الثمينة إلى هذا المرجع ، وهذا هو نفس ما فعله السيد ت . هـ . هيوجز الذى قام بمراجعة الكثير من الفصول وزودها بأكثر من وسيلة مما يتمتع به من معرفة بعلم الحيوان

ومن الآخرين الذين ساهموا بنصائحهم القيمة دكتور س.و.ل بيمانت والسيد ج.و. كارتر والدكتور ل.راثبون ولا يقل عن هؤلاء فضلا تلاميذى الذين قادنى تفكيرهم إلى وضع الكثير من الأفكار والمنجزات وبالرغم من تضافر هذه الجهود الضخمة فإننى ما أزال أخشى من وجود بعض الأخطاء ، فإن وجدت فإننى أكون أنا المسئول الأول عنها .

وإننى لأدين نفسى كثيرا إلى البروفسور و.س. بُولُوغ ناشر هذا المجلد ، فعن طريقه تلقيت التشجيع والنصيحة من وجوه شتى أثناء إنتاج وإظهار هذا الكتاب ، وأتمنى أن تكون مجهوداتى جزاءاً عادلاً له ، وقد ساهمت مطبعة الجامعات الإنجليزية مساهمة مفيدة فى إنجازنا هذا .

وإخيرا فإننى أسدى شكرى إلى السيدات اللائى قمن بنسخ هذا الكتاب على الآلة الناسخة وخصوصاً السيدة م.د بيكارد التى تحملت العبء الأكبر من هذا العمل وطوقت عنقى بجميل أتمنى أن أرد بعضه وقد ساهمت السيدة هـ لَايولِّين والسيدة د.إسْبِلَرَ أيضا بنسخهما لبعض الأجزاء .

ر . ف . شابمان

القســم الأول

الرأس ، تناول الغذاء ومعدل الاستفادة منه

The head, ingestion and utilisation of the food

الفصـــل الأول

الـــرأس وزوائــده

THE HEAD AND ITS APPENDAGES

من صفات مفصليات الأرجل بما فيها الحشرات ، وجود الهيكل الخارجى أو الجليد . ويتكون هذا الجليد من سلاسل من صفائح متصلبة ترتبط ببساطة مع بعضها بواسطة أغشية تعطى للجليد المرونة والقابلية للثنى ، أو أنها تتمفصل مع بعضها لتعطى حركة أكثر إحكاما لإحدى الصفائح على الأخرى التى تليها .

تتشكل الحشرات ومفصليات الأرجل على هيئة حلقات أو عُقل ، وتتكون كل حلقة أساساً من صفيحة ظهرية تسمى « ترجه » والمرتبطة مع صفيحة بطنية تسمى « إسترنه » بواسطة مساحات غشائية جانبية تسمى « البلورا » . يخرج من المنطقة المحصورة بين الاسترنة والبلورا من على كل جانب من جانبى الحلقة زائدة . فى الحشرات تتجمع هذه فى ثلاث وحدات هى الرأس والصدر والبطن ، وفى الأخيرة قد تختفى أو تتحور الأجزاء القاعدية المختلفة من الحلقات . تتصل أرجل المشى النموذجية فقط بالثلاث حلقات الصدرية . وفى الرأس تتحور زوائدها لأغراض غذائية بينما تختفى هذه الزوائد من البطن ماعدا بعضها الذى يتحور إلى أعضاء التناسل الخارجية ، كما لوحظ فى الحشرات عديمة الأجنحة Apterygota وجود بعض الزوائد التى تقع أمام أعضاء التناسل الخارجية .

تتشكل رأس الحشرة من علبة صلبة قوية مرتبطة مع الصدر بواسطة عنق غشائى مرن ، وتحمل الرأس أجزاء الفم التى تتكون من الشفة العليا ، والفكين العلويين والفكين السفليين والشفة السفلى وأيضا أعضاء الحس الهامة . وتحدد علبة الرأس من الخارج بواسطة أخاديد يظهر معظمها على هيئة جسور من الداخل ، وبعض هذه الجسور تتعمق فى الرأس وترتبط ببعضها لتكون الهيكل الداخلى . هذه التراكيب تعمل على تقوية الرأس وترتبط بها عضلات الرأس كما أنها تدعم وتحمى المخ والمعى الأمامى .

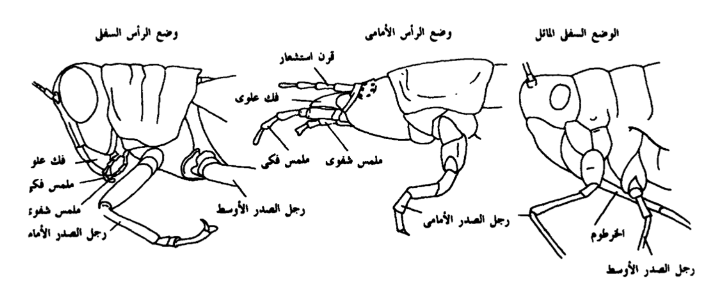
تتكون أعضاء الحس الرئيسية على الرأس من زوج من العيون المركبة ، وثلاث عوينات بسيطة فى الحالة النموذجية وزوج من قرون الاستشعار ، ويختلف الأخير اختلافا بينا فى الشكل والوظيفة باختلاف الحشرات ولكنه عادة يختص بالاستقبال الآلى والكيماوى للمؤثرات الخارجية .

تتكون أجزاء الفم من شفه عليا وأخرى سفلى وزوجين من التراكيب الشبيهة بالمخالب ؛ وهما الفكان العلويان والفكان السفليان . فى كثير من الحشرات التى تتغذى عن طريق قرض الغذاء يظهر جليا فى أجزاء فمها التراكيب الشبيهه بالمخالب ، ولكن فى الكثير منها التى تتغذى على غذاء سائل فإن أغلب مكونات أجزاء الفم تصبح أنبوبية الشكل لتتمكن من امتصاص الغذاء ، بينما فى بعض الحشرات تظهر أجزاء الفم على هيئة رمح لتخترق أنسجة العائل النباتى أو العائل الحيوانى .

١-١ الـــرأس Head

١-١-١ اتجــــاه الـــرأس

يختلف اتجاه الرأس بالنسبة لجسم الحشرة أثناء وقوفها . فوضع الرأس السفلى Hypognathous يعتبر الحالة البدائية وتقع أجزاء الفم عادة أمام الأرجل (شكل ١-١) . وهذا الوضع يوجد غالبا فى الحشرات التى تتغذى على عوائل نباتية والتى تعيش فى بيئات مفتوحة . أما وضع الرأس الأمامى Prognathous فان أجزاء الفم توجد على امتداد المحور الطولى لجسم الحشرة ويوجد هذا الوضع فى الحشرات المفترسة التى تبحث بنشاط عن فريستها ، وفى اليرقات وخاصة تلك التى تتبع رتبة غمدية الأجنحة والتى تستعمل فكوكها العليا فى حفر الجحور . وأخيراً يوجد الوضع السفلى المائل Opisthorhynchous والذى فيه تطول أجزاء الفم وتميل للخلف على هيئة خرطوم بين الأرجل الأمامية .



شكل (١-١)أجزاء الفم المختلفة للرأس وأجزاء الفم بالنسبة لجسم الحشرة أثناء وقوفها .
وضع الرأس السفلى كما فى النطاطات
وضع الرأس الأمامى كما فى يرقة الخنفساء
وضع الرأس السفلى المائل كما فى المن

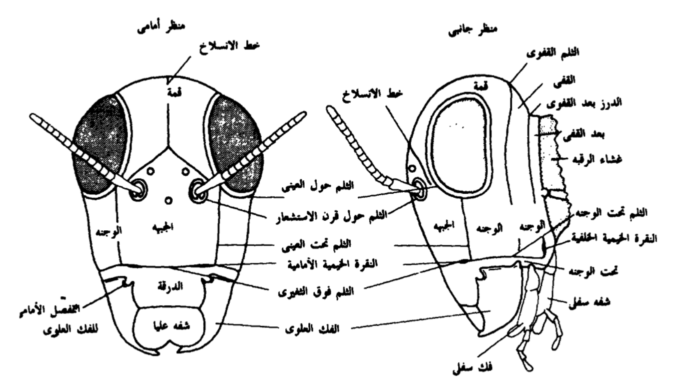
١-١-٢ أخاديد الرأس

الرأس عبارة عن علبة صلبة مستقرة بدون وضوح خارجى للتعقيل فيها ولكن يوضح عليها عدد من الأخاديد التى تُسمَى دروز . وقد اقترح Snodgrass عام ١٩٦٠ أن اصطلاح "درز" يتعلق بالأخاديد التى توضح بالخط الخاص باندماج صفيحتين متجاورتين أو متتاليتين . ويُسمَى الأخدود ذو المنشأ الوظيفى بالثلم . ويعتقد عموماً أن الأخدود ذو النهايات بين نقط التقاء الفكين السفليين بالشفة السفلى من الخلف يوضح خط اندماج حلقتى الفك السفلى والشفة السفلى وبالتالى يعرف باسم الدرز بعد القفوى . أما باقى الأخاديد على الرأس فتوضح فقط وجود امتدادات قوية على السطح الداخلى للرأس وبالتالى يطلق عليها الأثلام . ولهذه الأثلام تطور وظيفى وآلى لتقاوم أى مؤثرات خارجية تقع على علبة الرأس ، كما تختلف هذه الأثلام فى الوضع باختلاف أنواع الحشرات حتى أن أحدها قد يختفى تماما فى نوع معين من الحشرات بينما يظهر فى نوع آخر ، ولو أن الحاجة إلى تقوية جدار الرأس تبدو متشابهة فى السواد الأعظم من الحشرات وبالتالى فإن بعض هذه الأثلام تظهر بصورة ثابتة وتتشابه فى موضعها على علب رأس الحشرات ، وأكثر الأثلام ثباتاً هو الثلم فوق الثغرى أو الثلم الجبهى الدرقى epistomal sulcus الذى يعمل كرباط بين التمفصلات الفكية العليا الأمامية (شكل ١-٢) وعلى كل نهاية من هذا الثلم توجد نقرة ، النقرة الخيمية الأمامية Anterior tentorial pit التى تحدد وضع الانبعاج العميق ليشكل الذراع الأمامى لخيمة المخ Tentorium . ويتم تقوية الحدود الجانبية للرأس أعلى تمفصلات الفكوك العليا بالانثناء تحت الحدى Submarginal inflexion ، وهو الثلم تحت الوجنة وهو فى الواقع استمرار للثلم الجبهى الدرقى إلى الثلم بعد القفوى . ويسمى الجزء من الثلم تحت الوجنة الموجود أعلى الفك العلوى باسم الثلم البلورى الثغرى Pleuro stomal ، أما الجزء من هذا الثلم الذى يقع خلف الفك العلوى فيسمى بالثلم تحت الثغرى Substomal .

هناك أخدود آخر معروف هو الثلم حول العينى Circumocular الذى يقوى حافة العين وقد يتطور إلى شفة عميقة لحماية الجهة الداخلية للعين . وفى بعض الأحيان يرتبط هذا الثلم بالثلم تحت الوجنة بثلم آخر يُسمَى الثلم تحت العينى العمودى الذى يعمل مع الثلم حول العينى كرباط ضد الشد الذى تسببه عضلات الفك العلوى التى تخرج من قمة الرأس .

ويقوى الثلم حول قرن الاستشعار Circumantennal الرأس عند نقطة انغماس قرن الاستشعار فيها ، بينما الثلم الذى يمر عبر الجزء الخلفى من الرأس وراء العيون المركبة يسمى بالثلم القفوى .

فى الأطوار غير الكاملة يمر دائما خط على طول الخط الوسطى الظهرى للرأس منقسما إلى خطين على الوجه مكوناً شكلاً يشبه حرف Y (شكل ١-٢) . ولا يرتبط هذا الخط بأخدود بل هو خط بسيط وضعيف ويستمر حتى على الصدر ، وعلى إمتداده ينشق الجليد عندما تنسلخ الحشرة ولذلك يُسمَى خط الانسلاخ ويسمى الدرز فوق الجمجمى Epicranial أو فوق القحفى . ويختلف الذراعان الأماميان لهذا الخط اختلافاً بيناً فى تطورهما ووضعهما (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٧) ، أما فى الحشرات عديمة الأجنحة Apterygota فإنهما يكونان مختزلين أو غائبين تماما . وقد يستمر وجود خط الانسلاخ فى الحشرات الكاملة ، وفى بعض الأحيان تنثنى الجمجمة على طول هذا الخط مكونة ثلم حقيقى .



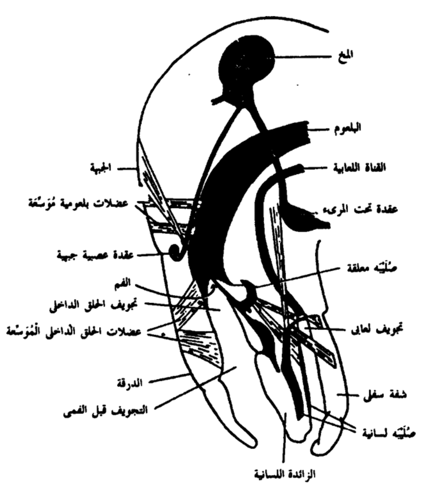
شكل (١-٢) الخطوط العامة والأخاديد على رأس الحشرة والمساحات المحصورة بينها (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٦٠) .

١-١-٣ مساحات الرأس

تعطى مساحات الرأس المختلفة المحددة بالأثلام أسماء لأغراض وصفية ولكنها لاتوضح الصفائح البدائية . وحيث إن هذه الأثلام تختلف فى الموضع باختلاف الحشرات فإن المساحات المختلفة المكونة للرأس تصبح غير محددة . تنقسم جبهة الرأس (المساحة الجبهية الدرقية) بواسطة الثلم فوق الثغرى إلى الجبهة لأعلى والدرقة لأسفل (شكل ١-٢) . ومن المعروف عدم احتساب ذراعى خط الانسلاخ كحدود لمنطقة الجبهة من الجهة النظرية ولكن هذا غير ضرورى كقاعدة عامة يمكن تطبيقها على الحشرات (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٦٠) . تجرى العضلات من الجبهة إلى البلعوم والشفة العليا والزائدة اللسانية ، تخرج من الدرقة موسعات عضلية لتجويف الحلق الداخلى Cibarium .

ودائما تنفصل مجموعتا العضلات المذكورة بواسطة العقدة العصبية الجبهية وموصلاتها العصبية بالمخ (شكل ١-٣) ويعتقد سنودجراس Snodgrass (عام ١٩٤٧) أنه عند قاعدة العضلات يمكن تمييز الجبهة والدرقة حتى عند غياب الثلم فوق الثغرى ، بينما لايعتقد دو بورتى Du Porte (عام ١٩٤٦) بضرورة ذلك لثبوت منشأ هذه العضلات .

من الناحية الظهرية للرأس تستمر الجبهة وتتداخل مع قمة الرأس بينما من الناحية الخلفية تنفصل الجبهة عن قمة الرأس بواسطة الثلم القفوى . ويمكن تمييز القفى عن بعد القفى من أسفل بواسطة الدرز بعد القفوى . بينما من خلف الرأس حيث اتصالها بالرقبة توجد فتحة تُسمَى الفتحة القفوية والتى من خلالها تمر القناة الهضمية والحبل العصبى وبعض العضلات إلى داخل الصدر .



شكل (١-٣) رسم تخطيطى يبين قطاع طولى فى رأس حشرة قارضة يوضح التجويف قبل الفمى وعضلات الزائدة اللسانية (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٧) .

وتسمى المساحة الجانبية للرأس تحت العينين المركبتين بالوجنة والتى منها تقطع منطقة تحت الوجنة من أسفل بواسطة الثلم تحت الوجنة ومنطقة بعد الوجنة من الوراء بواسطة الثلم القفوى . وتسمى منطقة تحت الوجنة الموجودة فوق الفك العلوى الثغير البلورى Pleurostoma. أما الجزء من هذه المنطقة الذى يقع وراء الفك العلوى فيُسمَّى تحت الثغير Hypostoma .

١-١-٤ المنطقة البطنية من الرأس

من الناحية البطنية فى الحشرات ذات وضع الرأس السفلى ، تمتد الرأس بواسطة أجزاء الفم مع الشفة العليا مكونين الشفة العليا من الأمام ويظهر الفكان العلويان والفكان السفليان من الجانبين ، بينما توجد الشفة السفلى فى الخلف . وتحصر هذه الزوائد تجويف يطلق عليه التجويف الفمى الأمامى من الناحية القاعدية . (شكل ١-٣) . وراء الفم توجد الزائدة اللسانية التى تتكون من جزء غشائى قريب يتصل بالبلعوم . ويُسمَّى الجزء من التجويف الفمى الأمامى مع الجزء القريب من الزائدة اللسانية مع الدرقة باسم تجويف الحلق الداخلى Cibarium . يوجد

تجويف صغير خلف الزائدة اللسانية وبينها وبين الشفة السفلى يُسمَى التجويف اللعابى Salivarium الذى تفتح فى القناة اللعابية .

١-١-٥ تحــورات الـرأس

يحدث معظم الأختلافات الواضحة فى تركيب عنبة الرأس من الناحية الخلفية . من الناحية النموذجية ، تثنى الأثلام تحت الثغرية لأعلى من الناحية الخلفية وتمتد لتتصل بالدرز بعد القفوى (شكل ١-٤ أ) . ويتكون الجز البطنى الخلفى من عتبة الرأس من غشاء ويستكمل بالشفة السفلى .

وعلى أى حال فإنه فى بعض الحشرات يتقابل جانبا منطقة تحت الثغر فى خط وسطى أسفل فتحة القفى مكونين الالتحام تحت الثغرى الذى يمتد مع منطقة بعد القفى . ويظهر هذا جليا فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة (شكل ١-٤ب) . فى حالات أخرى ، كما فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة والبق المائى *Notonecta* *Naucoris* يتكون التحام مماثل للسابق بواسطة منطقة بعد الوجنة ولكن هذا الالتحام ينفصل عن بعد القفى بواسط الدرز بعد القفوى (شكل ١-٤ ج) .

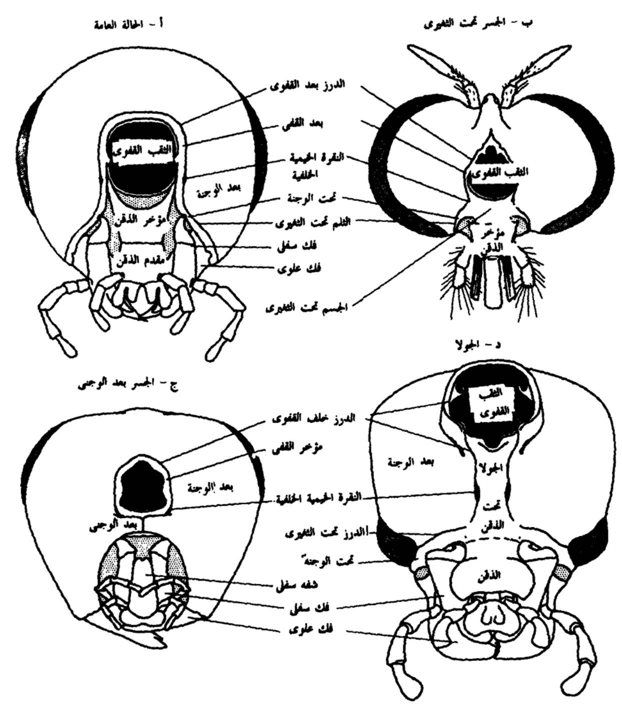
من مكان حمل الرأس فى الحشرات ذات الوضع السفلى تتداخل النهايات السفلية لبعد القفى وتمتد إلى الأمام لتكون الصفيحة البطنية الوسيطة التى تسمى الجولا (Gula) (شكل ١-٤ د) التى يمكن أن تكون تشكيل متصلب ومستمر مع الشفة السفلى ، ودائما ماتختزل هذه الجولا إلى أن تظهر على هيئة خط رفيع نتيجة كبر منطقة بعد الوجنة ، وأحيانا تتقابل هذه المنطقة الأخيرة مع مثيلتها من الناحية الأخرى فى خط وسطى واحد وبالتالى تختفى الجولا . وهذا الدرز البطنى الوسطى الذى يتكون عند نقطة التقاء منطقة بعد الوجنة مع مثيلتها من الناحية الأخرى يسمى درز الجولا Gular suture .

١-١-٦ خيمة المــخ

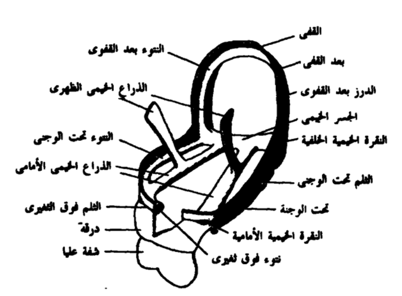
تتكون خيمة المخ من ذراعين أماميين وذراعين خلفيين مكونين الهيكل الداخلى للرأس والذى يعمل كدعامة للرأس وكمكان اتصال العضلات فيه . وتخرج الأذرع الأمامية من النقر الخيمية الأمامية التى توجد فى الناحية البطنية والوسطية للفكوك العليا فى الحشرات عديمة الأجنحة وتلك التابعة لرتبة جلدية الأجنحة . فى الرعاشات تقع النقر على الناحية الجانبية من الفكوك العليا ، بينما فى الحشرات الأكثر رقيا تقع من الناحية الوجهية وعند كل نهاية للثلم فوق الثغرى (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٦٠) . ويعتقد دو بورتى Du Porte (عام ١٩٤٦) أن النقر الخيمية الأمامية ترقد على الثلم بين الجبهة والوجنة .

أما الأذرع الخلفية فإنها تخرج من نقر عند النهايات البطنية للدرز بعد القفوى ويلتحموا مكونين تركيب واحد يسير عبر الرأس من احد جوانبه إلى الجانب المقابل . فى الحشرات المجنحة ترتبط الأذرع الأمامية أيضا من أعلى مع هذا الالتحام (شكل ١-٥) ولكن تطور خيمة المخ جميعها يكون بدرجات متفاوتة (انظر سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

فى بعض الأحيان يخرج زوج الأذرع الظهرية من الأذرع الأمامية وقد تتصل بالجدار الظهرى للرأس بواسطة عضلات قصيرة .



شكل (١-٤) التحورات التى تحدث خلف الرأس
أ - الحالة العامة
ب - **Deromuia** (من رتبة ثنائية الأجنحة) بجسر تحت ثغوى
ج - **Vespula** (من رتبة غشائية الأجنحة) بجسر بعد وجنى
د - **Epicauta** (من رتبة غمدية الأجنحة) بجولا
المساحات المنقطة على الرسم هى مساحات غشائية ، بينما تظهر العيون المركبة مخططة عرضيا (عن سنودجراس **Snodgrass** عام ١٩٦٠)



شكل (١-٥) رسم تخطيطى لخيمة المخ وعلاقتها بتجاويف ونتوءات الرأس وقد أزيل الجزء الأكبر من علبة الرأس (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

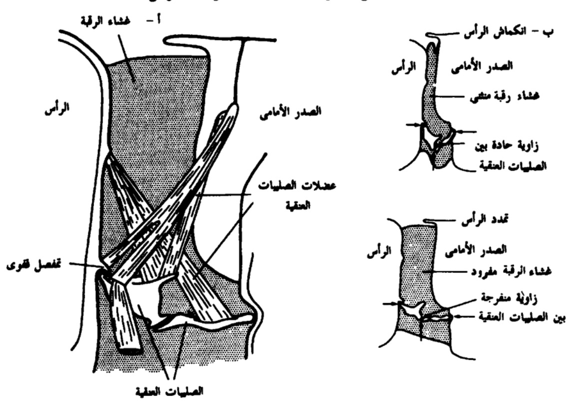
فى الحشرات التابعة لعائلة Machilidae (السمك الفضى) يوجد الالتحام الخلفى ولكن لا تصله الأذرع الأمامية ، بينما فى الحشرات التابعة لعائلة Lepismatidae تتحد الأذرع الأمامية ليكونوا الصفيحة المركزية بالقرب من الالتحام وترتبط به بعضلات قصيرة جدا . وفى حشرة *Tomocerus* (الكولمبولا) توجد الأذرع الخيمية الأمامية وكل ذراع يتفرع إلى فرعين بينما تكون الأذرع الخلفية طويلة وتتحد مع بعضها عند الزائدة اللسانية . بالإضافة إلى ما سبق فإن الأربطة التى تربط العضلات الفكية العليا العرضية والعضلات الفكية السفلى تشكل صفائح مربعه ترتبط مع بعضها ومع الأذرع الخيمية الخلفية بأنسجة ضامه ليفية . وتشكل هذه التراكيب مع امتدادات الأربطة الفكية العليا الهيكل الداخلى المعقد فى الرأس . وقد لوحظ عدم وجود أذرع خيمية أمامية فى *Campodea* ولكن توجد أذرع خلفية طويلة تتحد مع بعضها فوق الزائدة اللسانية . وتوجد أيضا الأربطة العرضية ولكنها تكون أكثر بساطة عنها فى حالة حشرة *Tomocerus* . ويعتقد أن اتحاد خيمة المخ مع الزائدة اللسانية فى هذه الحشرات داخلية الفكوك Entognathous قد يرتبط ذلك بالحركات الغذائية وقابلية الزائدة اللسانية على البروز .

١-٢ العنـــق (الرقبـــة) Neck

العنق هو منطقة غشائية تعطى حرية الحركة للرأس ، ويمتد من الثقب القفوى من خلف الرأس إلى حلقة الصدر الأولى . ويمكن أن يشكل الجزء الخلفى من حلقة الشفة السفلى مع الجزء الأمامى من حلقة الصدر الأول . من الناحية الجانبية يوجد فى غشاء العنق الصفائح العنقية ، وعددها فى الحالة النموذجية اثنتان على كل جانب . وتنثنى الصفيحة الأولى من الناحية الأمامية مع النتوء المفصلى للقفى عند المنطقة الخلفية للرأس ومن الناحية الخلفية مع الصفيحة العنقية الثانية التى تنثنى أيضا مع جزء الاسترنة العلوى Episternum للحلقة الصدرية الأمامية . تنغمس العضلات الناشئة من بعد القفى والبرونوتم Pronotum على هذه الصفائح (شكل ١-٦ أ) ، وعند انقباضها تزداد الزاوية المحصورة بين الصفائح وبذلك تندفع الرأس للأمام (شكل ١-٦ ب) .

تعمل العضلة الناشئة من الناحية البطنية والمنغمسة على الصفيحة العنقية الأولى على سحب وانكماش الرأس أو أنها تعمل على احداث الحركات الجانبية .

تسير خلال الرقبة عضلات طولية هى : العضلات الظهرية وهى تخرج من الالتحام قبل الضلعى Antecostal للحلقة الصدرية الثانية إلى الالتحام بعد القفوى ، والعضلات البطنية التى تخرج من النتوء الاسترفى للحلقة الصدرية الأولى إلى الالتحام بعد القفوى أو إلى خيمة المخ . وتعمل هذه العضلات على سحب الرأس على الحلقة الصدرية الأولى ، بينما يسبب الانقباض المميز لهذه العضلات حركات الرأس الجانبية .



شكل (١-٦) أ - الرقبة والصُلّيات العنقية فى النطاط عند رؤيتها من الداخل (عن إمز Imms عام ١٩٥٧)
ب - رسمان تخطيطيان يبينان أن حدوث تغير فى الزاوية بين الصُلّيات العنقية يسبب انكماش أو امتداد الرأس . والأسهم توضح نقط التمفصل .

١-٣ قــرون الاستشعــار Antennae

تحمل رأس جميع الحشرات (ماعدا الحشرات التابعة لرتبة Protura) زوج واحد من قرون الاستشعار ، وقد تظهر هذه القرون بصورة مختزلة جداً وخاصة فى الطور اليرقى .

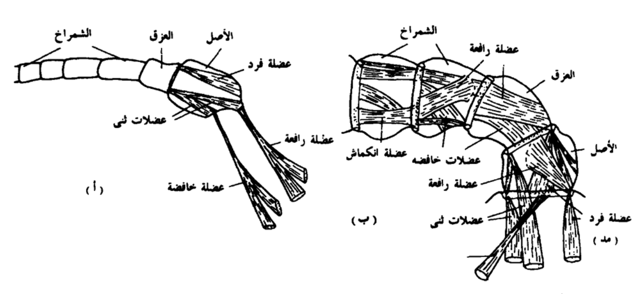
١-٣-١ تركيب قــرن الاستشعــار

يتركب قرن الاستشعار من الأصل القاعدى والعزق والشمراخ . ينغمس الأصل فى المنطقة الغشائية لجدار

الرأس ويرتكز على نقطة خدية منفردة تُسمى Antennifer (شكل ١–٨ أ) وبالتالى يصبح قرن الاستشعار حر الحركة فى جميع الاتجاهات .

أما الشمراخ فإنه يتكون من عدد من الحلقات المتشابهة والمرتبطة مع بعضها البعض بأغشية وبالتالى يصبح الشمراخ مرنا وقابلا للأنثناء . ولاينطبق اصطلاح تعقيل الشمراخ على الحشرات المجنحة حيث أن هذه العقل أو الحلقات المكونه له لا تماثل عقل الأرجل (شنيدر Schneider عام ١٩٦٤) .

فى الحشرات المجنحة والسمك الفضى يتحرك قرن الاستشعار بواسطة العضلات الرافعة والعضلات الخافضة التى تخرج من الأذرع الخيمية الأمامية وتنغمس فى الأصل ، وبواسطة عضلات الثنى وعضلات المد التى تخرج من داخل الأصل وتنغمس فى العزق (شكل ١–٧ أ) (إمز Imms عام ١٩٤٠) . ولا توجد عضلات فى الشمراخ ، أما العصب الذى يمر عبره فهو من النوع الحسى .



شكل (١–٧) الأجزاء القريبة من (أ) قرن استشعار الجراد من جنس **Locusta** منظر جانبى ، (ب) قرن استشعار **japyx** (من رتبة **Diplura**) منظر ظهرى (عن إيمز **Imms** عام ١٩٤٠) .

فى الحشرات التابعة لرتبتى Collembola ، Diplura يتشابه التعضيل الموجود فى قاعدة قرن الاستشعار مع نظيره الموجود فى قرون استشعار الحشرات المجنحة ولكن بالإضافة إلى ماسبق يوجد تعضيل داخلى فى كل وحدة من وحدات الشمراخ (شكل ١–٧ ب) وبالتالى تعمل هذه الوحدات كحلقات حقيقية . وتتجه خمس عضلات من قاعدة كل حلقة إلى قاعدة الحلقة التالية لتنتج حركات مختلفة ، ولكن فى الحلقات الأكثر بعدا تختزل هذه العضلات وقد تغيب بعض هذه العضلات أو إحداها .

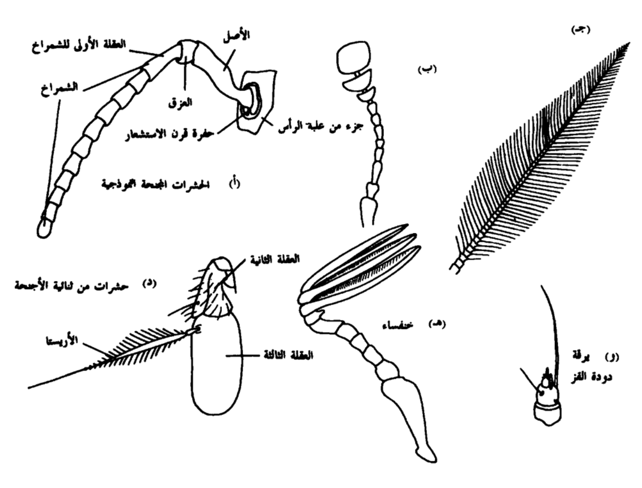
١–٣–٢ نمو قرن الاستشعار

فى الحشرات ذات التطور التدريجى والحشرات عديمة التطور يزداد عقل شمراخ قرن الاستشعار أثناء مراحل النمو بعد الجنينية ، فمثلا فى حشرة *Dociostaurus* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) يتكون قرن الاستشعار من ١٣ عقلة فى

حورية من العمر الأول بينما يصل عدد العقل فى الحشرة الكاملة إلى ٢٥ عقلة . وتختلف الطريقة التى فيها تضاف عقل جديدة لقرن الاستشعار ، فإما أن تنقسم العقلة الأولى من الشمراخ المتصلة بالعزق وينتج عنها تكوين عقل جديدة بينها وبين العقلة الثانية من الشمراخ فى بعض الحشرات ، أو أنه توجد منطقة نمو قمية للشمراخ حيث تنتج عقل جديدة من عقلة الشمراخ الطرفية .

١-٣-٣ الإختلاف فى شكل قرون الاستشعار

يختلف شكل قرن الاستشعار فى الحشرات ويعتمد ذلك على الوظيفة التى يقوم بها (شكل ١-٨) . فى بعض الأحيان ينتج عن تحورات قرن الاستشعار زيادة فى مساحته السطحية ، فمثلا المساحة السطحية لقرن استشعار ذكر فراشة دودة القز تساوى ٢٩ ملليمتر مربع (بالمقارنة بشكل ١-٨ ب) ، بينما تصل هذه المساحة بدون التفرعات إلى ٤,٨ ملليمتر مربع فقط (شنيدر Schneider عام ١٩٦٤) . والمعنى الجزئى لهذا أنه من المحتمل أن ذلك يسمح بوجود مزيد من الشعيرات الحسية . أما الطول الذى يظهر فى شمراخ الصراصير فإن هذا يمكن أن يرتبط باستعمال قرون الاستشعار كمجسات .



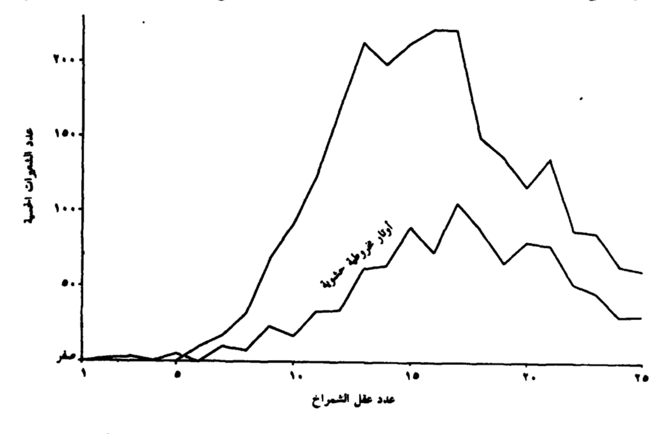
شكل (١-٨) أشكال مختلفة من قرون الاستشعار .

ازدواج الشكل فى قرون الاستشعار بين كل من جنسى النوع الواحد من الحشرات هو مظهر عام حيث تكون قرون استشعار الذكر فى الغالب أكثر تعقيدا من مثيلاتها فى الأنثى . وهذا يحدث عادة حيث ينجذب الذكر إلى الأنثى أو يتعرف عليها بواسطة رائحتها . وبالعكس فى الصُفريات Chalcids (من رتبة غشائية الأجنحة) تلعب الرائحة دوراً هاما فى الإناث عند البحث عن عائلها وهنا تكون قرون استشعار الإناث أكثر تخصصاً من قرون إستشعار الذكور (ريتشاردز Richards عام ١٩٥٦) .

وعادة ما تكون قرون الاستشعار ليرقات الحشرات كاملة التطور مختزلة ، فقرن الاستشعار لليرقات التابعة لرتبتى Neuroptera ، Megaloptera يتكون من عدد من العقل ولكن فى اليرقات التابعة لرتبتى غمدية وحرشفية الأجنحة (شكل ١-٨ و) يختزل قرن الاستشعار ليصبح متكونا من ثلاث عقل فقط . وفى بعض اليرقات التابعة لرتبتى ثنائية وغشائية الأجنحة تكون قرون الاستشعار قصيرة جدا ولايزيد عن كونها تظهر كنتوءات على جدار الرأس .

١-٣-٤ وظائف قرون الاستشعار

وظيفة قرن الاستشعار الأساسية هى كونه كعضو حسى . وعضو جونسون يعتبر عضو حسى أساسى الذى يوجد على العزق . وغالبا ما تتركز الشعيرات الحسية فى مناطق محددة على قرن الاستشعار ، فمثلا فى حشرة



شكل (١-٩) توزيع بعض الشعيرات الحسية على شمراخ ذكر حشرة Melanoplus ١ = العقلة الأكثر قربا ، ٢٥ = العقلة الأكثر بعدا (عن سليفر وآخرون Slifer et al عام ١٩٥٩) .

Melanoplus (من رتبة مستقيمة الأجنحة لاتوجد أى مراكز حسية على عقل الشمراخ القريبة من العزق بينما تنتشر هذه المراكز على العقل الموجودة فى منتصف الشمراخ (شكل ١-٩) . ومن النماذج المختلفة لوظائف المراكز الحسية هي شعيرات اللمس والمستقبلات الخاصة بالشم والمستقبلات الكيماوية ومستقبلات الرطوبة والحرارة .

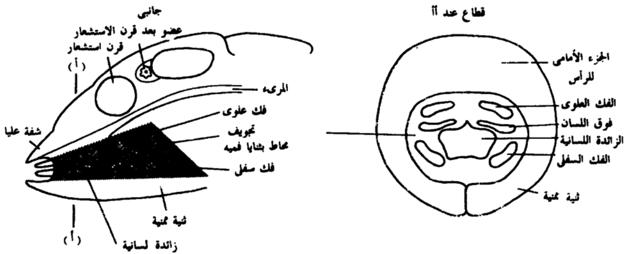
فى بعض الأحيان يكون لقرون الاستشعار وظائف أخرى . فالحشرة الكاملة للخنفساء المائية *Hydrophilus* تغوص فى الماء مع طبقة رقيقة من الهواء توجد على سطحها البطنى ، وتجدد هذه الطبقة على فترات عندما تأتى على سطح الماء . وعلى السطح ينحنى الجسم لناحية واحدة وبذلك يندفع تيار من الهواء المرتبط مع الهواء البطنى محدثا صوتا أثناء اندفاعه إلى الهواء الخارجى فى الجو بين الرأس والصدر الأمامى والحلقات الطرفية من قرن الاستشعار التى تُحمل على طول جانب الرأس . ويلاحظ أن الأربع حلقات الطرفية من قرن الاستشعار تكون طويلة ومغطاة بالشعيرات الطاردة للماء وذلك لتسهيل تكوين التيار الهوائى المذكور سابقا (ميل Miall عام ١٩٢٢) .

فى يرقات *Hydrophilus* حديثة الفقس تساعد قرون الاستشعار الفكوك العليا فى مضغ الفريسة ويسهل من هذه العملية وجود عدد من الأشواك الحادة على الجانب الداخلى لقرون الأستشعار .

أخيراً فقد وجد أن قرون استشعار البراغيث والكولمبولا تستعمل فى التلقيح ، فذكر البرغوث يستعمل قرنى استشعاره فى القبض على الأنثى من أسفل . وفى كثير من الكولمبولا يكون للذكور قرون استشعار معدة للإمساك والتعلق بقرون استشعار الإناث .

١-٤ أجزاء الفم Mouth parts

أجزاء الفم هى الأعضاء الخاصة بالتغذية وتتكون من الشفة العليا للأمام وزائدة لسانية فى الوسط خلف الفم وزوج من الفكوك العليا الجانبية وزوج من الفكوك السفلى الجانبية وشفة سفلى . فى الحشرات التابعة لرتب Collembola ، Diplura ، Protura ترقد أجزاء الفم فى تجويف الرأس الناتج من الوجنة والذى يمتد من الناحية البطنية كثنايا ويقابل الخط الوسطى البطنى أسفل أجزاء الفم (شكل ١-١٠) . وهذا هو وضع أجزاء الفم الداخلية



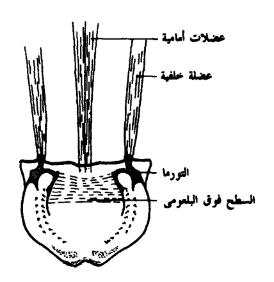
شكل (١-١٠) رسم تخطيطى يبين أجزاء الفم فى الحشرات داخلية الفكوك . فى المنظر الجانبى توضح المساحة المظللة التجويف المحاط بالثنايا الفمية (عن دنيس Denis عام ١٩٤٩).

Entohanthous . وفى حالة راحة الحشرات لايتطابق وضع أجزاء الفم مع الوصف السابق ولكنها تكون خارج الرأس وهذا هو وضع أجزاء الفم الخارجية Ectognathous (شكل ١-١٠) .

يرتبط شكل أجزاء الفم بالغذاء الذى تتناوله الحشرة وعموما يوجد نموذجان أساسيان هما : أجزاء الفم التى تتكيف لقرض ومضغ الطعام الصلب وأجزاء الفم التى تتكيف لمص السوائل ، ويعتبر شكل أجزاء الفم القارضة هو النوع البدائى فى الحشرات .

١-٤-١ أجزاء الفم القارضة

الشفة العليا : الشفة العليا عبارة عن فص عريض يتدلى من الدرقة أمام الفم ، وهو من الناحية الداخلية يكون غشائيا وقد يتطاول ويمتد فى الفص الوسطى (فوق البلعوم) حاملاً بعض الشعيرات الحسية . تتم حركة الشفة العليا من الفكوك العليا عن طريق عضلتين تنشآن فى الرأس وتنغمسان فى الشفة العليا عند حدها الأمامى من الناحية الوسطية . تقفل الشفة العليا ضد الفكوك العليا بواسطة عضلتين غير السابقتين اللتين تنشآن فى الرأس وتنغمسان على الحدود الجانبية الخلفية على صفيحتين صغيرتين تُسمى كل واحدة منهما تورما *Torma* (شكل ١-١١) والاستعمال المميز لهذه العضلات يمكن أن ينتج عنه حركة اهتزازية جانبية للشفة العليا .

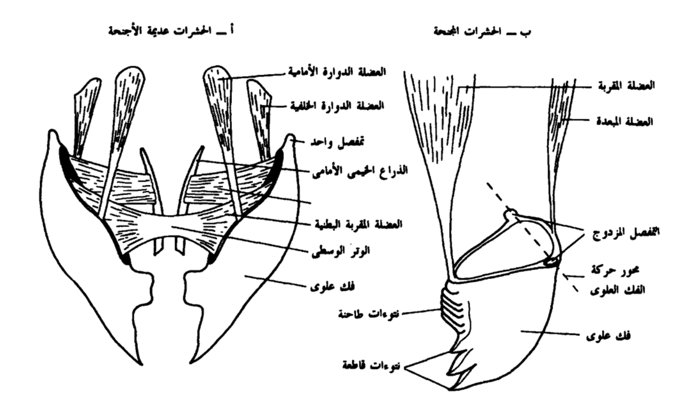


شكل (١-١١) الشفة العليا من السطح الخلفى (السطح فوق البلعومى)
(عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٤)

الفكوك العليا : فى الحشرات عديمة الأجنحة غير تلك التى تتبع عائلة Lepismatidae تكون الفكوك العليا طويلة نسبياً ورفيعة ولها نقطة تمفصل واحدة مع علبة الرأس . ويدور الفك العلوى حول تمفصله بواسطة العضلات الأمامية والخلفية التى تنشأ على علبة الرأس من الداخل وعلى الأذرع الخيمية الأمامية . وتكون العضلات المقربة الأساسية عرضية وبطنية وقد لوحظ أن عضلات كلا الجانبين يلتحمون مع بعضهم فى الرباط الوسطى (شكل ١-١٢ أ) .

فى الحشرات التابعة لعائلة Lepismatidae والحشرات المجنحة تتمفصل الفكوك العليا مع الجمجمة فى نقطتين حيث يصبح لها تمفصل أمامى مع تحت الوجنة بالإضافة إلى التمفصل الأصلى الخلفى (شكل ١-١٢ ب) . وعادة ماتكون هذه الفكوك قصيرة وقوية ومتصلبة وعادة يكون السطح المعد للقرض مقسماً إلى منطقتين ؛ الأولى هى المنطقة البعيدة المسننة والثانية هى المنطقة القريبة الطاحنة ، ولايوجد تماثل بين فكى جهتى الجسم . ويلاحظ أنه يختلف تطور المساحة المسننة والمساحة الطاحنة بإختلاف الغذاء . فالفكوك العليا للحشرات التى تتغذى على النباتات تتسلح بأطراف مستدقة قوية وقاطعة ؛ ففى النطاطات التى تتغذى على نباتات غير الحشائش توجد سلسلة من الأطراف المستدقة المنقطة والحادة على فكوكها العلوية بينما فى الأنواع التى تتغذى على الحشائش تكون الأطراف المسننة حادة كالأزميل وتصبح المساحة الطاحنة مفلطحة لطحن المادة الغذائية .

إن العضلات الدوارة الأمامية والخلفية الأصلية الموجودة فى الحشرات عديمة الأجنحة تصبح عضلات مبعدة ومقربة فى الحشرات المجنحة حيث تصبح العضلات المقربة قوية جدا . وقد وجد أن العضلة المقربة البطنية الموجودة فى الحشرات عديمة الأجنحة تظل موجودة فى معظم الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة وأنها تخرج من النتوء اللسانى ولكن فى الحشرات التابعة لعائلة Acrididae وفى الحشرات العليا تختفى هذه العضلة (شكل ١-١٢ ب) أو أنها تتحور إلى عضلة باسطة للفك العلوى فى الحشرات ذات أجزاء الفم الماص .

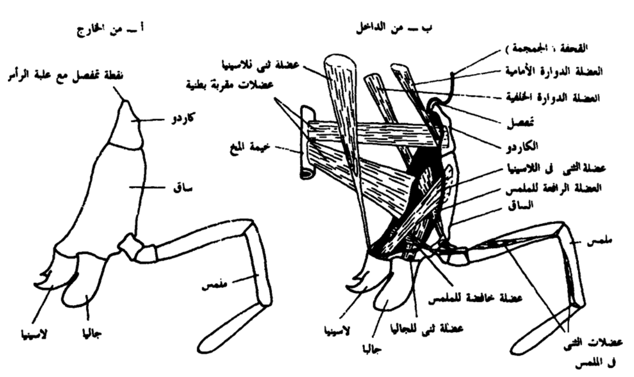


شكل (١-١٢) رسمان تخطيطيان للفكوك العليا (أ) فى الحشرات عديمة الأجنحة ويظهر به بعض العضلات فقط ، (ب) فى الحشرات المجنحة (عن سنودجراس Snodgrass عامى ١٩٣٥ ، ١٩٤٤) .

الفكوك السفلى : تحتل الفكوك السفلى الوضع الجانبى على الرأس خلف الفكوك العليا . ويتكون الجزء القريب من الفك السفلى من الكاردو القاعدى الذى له نقطة تمفصل واحدة مع الرأس ، ثم صفيحة مفلطحة هى الساق والمتمفصلة مع الكاردو . ويتصل كل من الساق الكاردو بالرأس عن طريق غشاء وبالتالى فإن لهما القدرة على الحركة . بعيدا على الساق يوجد فصان ؛ الداخلى ويسمى اللاسينيا (الشرشرة) والخارجى ويسمى الجاليا (القلنسوة) وقد يختفى أحدهما أو كلاهما . ومن الناحية الجانبية على الساق يرتبط به ملمس يشبه الرجل ويتكون من عدد من العقل تقدر بخمس عقل فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة (شكل ١-١٣ أ) .

تكون عضلات الفك السفلى مقاربة لعضلات الفك العلوى . وتنغمس العضلات الدوارة الأمامية والخلفية على الكاردو ، أما العضلة المقربة البطنية التى تخرج من خيمة المخ فإنها تنغمس فى كل من الكارود والساق . يخرج من الساق عضلات الثنى الخاصة بكل من القلنسوة والشرشرة ، كما يخرج من الجمجمة عضلة أخرى خاصة بالثنى تصل إلى الشرشرة فقط ولكن كل من القلنسوة والشرشرة لاتصلهما عضلات خاصة بالمد . للملمس الفكى عضلات رافعة وأخرى خافضة تخرج من الساق ، وكل عقلة من عقل الملمس الفكى لها عضلة واحدة تسبب ثنى العقلة التى تليها مباشرة (شكل ١-١٣ ب) .

يوجد بالملامس الفكية أعضاء حس تستخدم فى اختبار نوعية الغذاء . وقد وجد أنه أثناء تناول الصرصور للطعام يعمل الفك السفلى كله حركات سريعة للخلف وللأمام على جانب الزائدة اللسانية ، وفى نفس الوقت تتحرك القلنسوة والشرشرة ومن هذه الحركات تتحرك أجزاء الطعام إلى الوراء فى التجويف قبل الفمى . تستعمل الفصوص الفكيه أيضا فى تنظيف قرون الاستشعار والملامس والارجل الأمامية .



شكل (١ـ١٣) رسمان تخطيطيان للفكل السفلى من الخارج (أ) ومن الداخل (ب) لتوضيح العضلات المتصلة به (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

الشفة السفلى : تتكون الشفة السفلى من تركيب مشابه لتركيب الفكين السفليين مع ارتباط زوائد كلا الفكين من الخط الوسطى مكونين صفيحة وسطية هى الشفة السفلى . ويُسمَى الجزء القاعدى من الشفة السفلى باسم مؤخر الذقن الذى قد ينقسم مرة أخرى إلى قسمين : القسم الأول القريب يُسمَى تحت الذقن والقسم البعيد ويسمى الذقن . بعيدا عن مؤخر الذقن يوجد مقدم الذقن وأخيرا يحمل مقدم الذقن أربعة فصوص اثنان من الداخل ويسمى كل واحد منهما بالجلوسا (اللسين) واثنان من الخارج ويُسمَى كل واحد منهما باراجلوسا (جار اللسين) . والأربعة فصوص مجتمعة يطلق عليها اسم اللجيولا . قد يختفى زوج من هذه الفصوص أو كلها أو قد يتداخلون مع بعضهم مكونين زائدة وسطية واحدة . يخرج زوج واحد من الملامس الشفوية من جانبى مقدم الذقن وعادة يتكون كل ملمس من ثلاث عقل (شكل ١-١٤ أ) .

التعضيل فى الشفة السفلى يقابل نظيره فى الفكوك السفلى ولكن توجد تغذية عضلية للجزء الخاص بمؤخر الذقن . والعضلات التى تقابل العضلات المقربة البطنية تسير من ضمية المخ إلى أمام وخلف مقدم الذقن ؛ أما الجلوستان والباراجلوستان فلهما عضلات أخرى للثنى مع عدم وجود عضلات للمد ؛ بينما للملمس الشفوى عضلات رافعة وخافضة تخرج من مقدمة الذقن ، ولكل عقلة من عقل الملمس الشفوى عضلات للثنى والمد .

بالإضافة إلى ماسبق يوجد بالشفة السفلى عضلات أخرى ليس لها مقابل فى الفكوك السفلى ، حيث يوجد زوجان من العضلات التى تخرج من مقدمة الذقن ويسيرون على جدار تجويف الغدد اللعابية عند اتحاد الشفة السفلى مع الزائدة اللسانية . يوجد أيضاً زوجان من العضلات مقابلين للزوجين السابقين يخرجان من الزائدة اللسانية ، وتأثير هذه العضلات مجتمعة مع بعضها قد ينظم تدفق اللعاب أو قد يساعد على حركة مقدمة الذقن (شكل ١-١٣) .
وأخيرا يخرج زوج من العضلات من مؤخر الذقن وينغمس فى مقدمة الذقن ويساعد على انكماش أو ثنى مقدمة الذقن (شكل ١-١٤ ب) . ويقفل مقدمة الذقن الفتحة قبل الفمية من أسفل . أما الملامس الشفوية فلها وظيفة أساسية حسية .

الزائدة اللسانية : الزائدة اللسانية عبارة عن فص وسطى يقع مباشرة خلف الفم ، وعادة تفتح القناة اللعابية خلف هذه الزائدة ، بينها وبين الشفة السفلى .

معظم الزائدة اللسانية غشائية ولكن الجزء القريب من الفم يكون متصلبا بينما الجزء البعيد يحتوى على زوج من الصفائح المعلقة التى تمتد لأعلى وتنتهى فى الجدار الجانبى للسبيل الفمى (الجزء الأمامى من فتحة الفم) (Stomodaeum) . والعضلات التى تنشأ فى منطقة الجبهة تنغمس فى هذه الصفائح التى تتمفصل بعيدا مع زوج من الصفائح اللسانية الجانبية . وينغمس فى هذه الصفائح أزواج متضادة من العضلات التى تنشأ من خيمة المخ والشفة السفلى . وهذه العضلات المختلفة تخدم الحركة الاهتزازية للزائدة اللسانية للأمام وللخلف . وفى الصرصور يوجد زوجان من العضلات الإضافية اللذان يسيران عبر الزائدة اللسانية ويعملان على تمدد الفتحة اللعابية ويوسعها (أنظر شكل ١-٣).

١-٤-٢ أجزاء الفم الماصة

تتحور أجزاء فم الحشرات التى تتغذى على سوائل فى عدة اتجاهات لتشكل أنبوبة والتى من خلالها يمكن للمحاليل الغذائية أن تمتص أو للعاب أن يحقن ، وهذا ينتج من استطالة بعض الأجزاء ، وعادة ما تفقد بعض

أ ـــ من الخارج

ب ـــ من الداخل

تحت الذقن

مؤخر الذقن

الذقن

مقدم الذقن

جلوسا

باراجلوسا

ملمس

عضلات من خيمة المخ
إلى مقدم الذقن

عضلة انكماش
لمقدم الذقن

تحت الذقن

الذقن

عضلة رافعة للملمس

عضلة ثني للباراجلوسا

عضلة خفض للملمس

عضلة ثني للجلوسا

مقدم الذقن

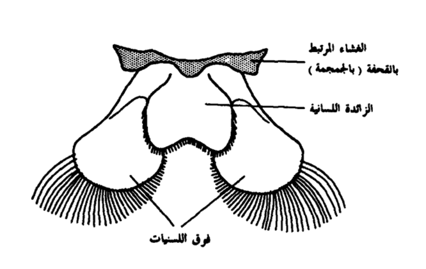
عضلة مد في الملمس

عضلة ثني في الملمس

جلوسا

باراجلوسا

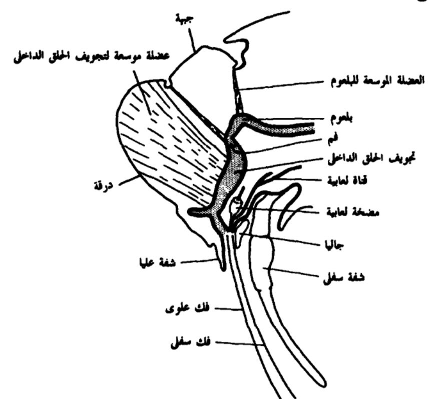
شكل (١-١٤) رسمان تخطيطيان للشفة السفلى من الخارج (أ) ومن الداخل (ب) لتظهر العضلات المتصلة بها (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٤)



شكل (١-١٥) الزائدة اللسانية ليرقة الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو ويظهر فوق اللسنيات الكبير (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

التراكيب النموذجية . ففى نحلة العسل (من رتبة غشائية الأجنحة) تشكل الجاليتان والملامس الشفوية أنبوبة تلتف حول اللسان الجلوسى المندمج الطويل (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٦) . ويتشكل الخرطوم فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة من الجاليتين وباقى أجزاء الفم بمعزل عن الملامس الشفوية التى تصبح مختزلة أو غائبة (إيثام وإيسا Eastham & Eassa عام ١٩٥٥) . فى الحشرات متجانسة ومتغايرة الأجنحة (Homoptera & Heteroptera) توجد قناة غذائية منفصلة عن القناة اللعابية وكلتاهما تقعان بين الفكين السفليين المتقابلين اللذين يأخذان الشكل الإبرى (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٤) . أما فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة فإن القناة الغذائية تتكون بين الشفة العليا والشفة السفلى ، بينما تسير القناة اللعابية خلال الزائدة اللسانية (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٤) . بالإضافة إلى ماسبق فإنه توجد قصبات هوائية كاذبة خاصة فى الشفة السفلى للحشرات العليا التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . وهذه القصبات الهوائية الكاذبة عبارة عن قنوات صغيرة تفتح للخارج ومنها يمر الغذاء السائل إلى القناة الغذائية .

ويرتبط بانشاء أنبوبة للتغذية تطور عملية ضخ السائل المسحوب داخل جسم الحشرة وعملية ضخ اللعاب لحقنه خارج الجسم . وغالبا ما تتطور المضخة الغذائية من تجويف الحلق الداخلى cibarium الذى يصبح حجرة مغلقة مرتبطة بالقناة الغذائية ، وتستطيل عضلات تجويف الحلق الداخلى وبالتالى تنتج مضخة قوية (شكل ١-١٦). فى الحشرات التابعة لرتبتى حرشفية وغشائية الأجنحة ترتبط مضخة الحلق الداخلى مع المضخة البلعومية المتصل بها عضلات المد التى تخرج من الجبهة .



شكل (١-١٦) قطاع وسطى رأس للرأس فى Cicada يبين استطالة وتضخم العضلات الموسعة لتجويف الحلق الداخلى فى تركيب مضخة المص (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٤٤) .

الفصـــل الثـــانى

الاغتــذاء

FEEDING

تعتمد الحشرات فى غذائها على أنواع كثيرة من الكائنات الحيوانية والنباتية والمواد العضوية الميتة . ولبعضها طعام مختلط ولكن السواد الأعظم منها يكون أكثر تخصصا حيث ينحصر فى نوع معين من الطعام سواء حيوانى أو نباتى . وتبنى افضلية الطعام على عوامل غذائية أو غير غذائية وتظهر أهميته فى أفضلية المحافظة على حياة الحشرة ووجود أعداد كبيرة منها نتيجة لرفع كفاءتها التناسلية . يتضمن إيجاد وتمييز مثل هذا الطعام آليات مختلفة تعتمد على الحشرة ونظام حياتها مع الأخذ فى الأعتبار الأهمية العظيمة لحاستى الرؤية والشم .

يستلزم تناول الطعام وجود تحورات فى أجزاء الفم وتكيفات فسيولوجية ، فالحشرات التى تتناول الأطعمة السائلة تحقن عادة انزيمات فى الطعام ، أما فى الحشرات الماصة للدم فإنها قد تحقن مادة مانعة للتجلط . وتمسك الحشرات المفترسة فريستها إما بالقوة أو عن طريق حقن مادة مخدرة موجودة مع اللعاب فيها أو كما فى حالة الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة بواسطة آلة اللسع . وقليل من الحشرات يمكن أن تُنمّى الفطريات كطعام لها بينما تخزن الحشرات الاجتماعية طعامها . وعادة يتم إطعام حشرة بواسطة حشرة أخرى فى مجموعة الحشرات الاجتماعية .

٢-١ عـــادات الاغتـذاء Feeding habits

قسم بروس (Brues) عام ١٩٤٦ الحشرات إلى أربع فئات طبقا لعادات تناولها الطعام :

١ـــ الحشرات التى تأكل النباتات ، ٢ـــ المفترسات ، ٣ـــ الحشرات التى تقتات على القمامة ، ٤ـــ الطفيليات. تقتات حوالى نصف أنواع الحشرات على نباتات ، وهذه الحشرات يمكن أن يعاد تقسيمها إلى حشرات تأكل النباتات الخضراء Phytophagous وحشرات تأكل الفطريات Mycetophagous . وغالبا تشكل الحشرات آكلة النباتات الخضراء مجاميع الحشرات التابعة لرتب مستقيمة وحرشفية ومتجانسة وغمدية الأجنحة (وعائلات الرتبة الأخيرة هى Cerambycidae ، Chrysomelidae ، Curculionidae) ورتبة غشائية الأجنحة وبائذات Symphyta وبعض الأنواع التابعة لرتبة ثنائية الاجنحة) . تأكل معظم هذه الحشرات النباتات الراقية ولكن ، كمثال ، تعتبر الطحالب الطعام لليرقات المائية التابعة لرتبة جلدية الأجنحة .

تعتبر الفطريات الطعام الخاص ببعض يرقات ثنائية الأجنحة (وبالذات التابعة لعائلة Mycetophilidae) وتظهر هذه العادة فى بعض الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة . وفى كثير من الحشرات الأخرى تشكل الفطريات جزءً على الأقل من طعامها ، ويحدث هذا فى كثير من الحشرات التى تعيش فى الروث وحشرات أخرى مثل بعض أنواع النمل الأبيض حيث تتعهد هذه الحشرات فطرياتها بالرعاية .

توجد بعض المفترسات فى معظم رتب الحشرات ، حيث تكون بعض المجاميع مفترسة . وتتبع المجاميع المفترسة كثير من الرتب منها : رتبة الرعاشات ورتبة الصراصير وفرس النبى (وخصوصا تلك التى تتبع Mantodea) ، ويرقات رتبة شبكية الأجنحة ورتبة ثنائية الأجنحة (وخصوصا تلك التى تتبع عائلتى Asilidae ، Empididae) ورتبة غمدية الأجنحة (وخصوصا تلك التى تتبع Adephaga ويرقات عائلتى Lampyridae ، Coccinellidae) ورتبة غشائية الأجنحة (وبالذات تلك التى تتبع عائلتى Sphecidae ، Pompilidae) . وهذه الحشرات تفترس حشرات أخرى، ولكن اليرقات التابعة لعائلة Lampyridae مثلا تفترس القواقع .

تنتمى الحشرات آكلة العفن أو الرمية Saprophagous إلى الحشرات الراقية والتى فيها تختلف اليرقات عن الحشرات الكاملة وتعتبر المادة العضوية المتعفنة المصدر الرئيسى لغذاء كثير من اليرقات التابعة لرتبتى ثنائية وغمدية الأجنحة . وفى هذه البيئة قد تشكل الفطريات أيضاً جزءً أساسياً وهاماً فى مكونات الطعام .

تعيش الطفيليات إما على السطح الخارجى أو فى داخل عوائلها . وتنتمى الطفيليات الخارجية Ectoparasites إلى جميع الحشرات التابعة لرتب البراغيث والقمل الماص والقمل القارض، وكثير من الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة (مثل البعوض والحشرات التابعة لعائلات Simuliidae ، Caratopogo udae ، Tabanidae) وبعض الحشرات الأخرى مثل بق الفراش . وكثير من الحشرات السابقة تعتبر ماصة لدماء كثير من أنواع الحيوانات الفقرية . فى بعض الأحيان يمتص كلا الجنسين الدم كما فى البراغيث وذباب تسى تسى ، أو تمتص الإناث فقط الدم كما فى الحشرات التابعة لكل من Nematocera ، Brachycera ، وفى المثال الأخير تتغذى الإناث بانتظام على الرحيق أيضا الذى يُعتَبر الطعام الوحيد للذكور (داونز Dawnes عام ١٩٥٨) .

معظم الطفيليات الداخلية تكون فى الطور اليرقى وهى تضم بعض الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة (وبالتحديد تلك التى تتبع Strepsiptera ، Ichneumonoidea ، Chalcidoidea ، Proctotrupoidea) وبعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة (وبالتحديد تلك التى تتبع عائلات Bombyliidae ، Cyrtidae ، Tachinidae ، Sarcophagidae) . فى الحشرات كاملة التطور يكون غذاء اليرقات دائما مختلفاً عن غذاء الحشرات الكاملة التابعة لنفس النوع .

٢-٢ إيجـاد وتمييـز الطعـام Finding and recognising the food

لاتوجد مشكلة فى إيجاد الطعام لبعض الحشرات طالما أنه يوجد منتشرا فى بيئة الحشرة منذ فقس البيض . وعادة ينتج ذلك من اختيار جيل الآباء للمكان المناسب لوضع البيض كما يحدث فى كثير من الحشرات التى تأكل نباتات خضراء حيث تضع الأنثى البيض على النبات الذى سوف تقتاته اليرقات . وبنفس النظام تضع إناث الحشرات

آكلة اللحوم Sarcophagous والطفيليات الداخلية بيضها على بقايا الطعام المناسبة أو فى العائل المناسب . وتتواجد يرقات الحشرات الاجتماعية مع طعامها الذى تجهزه لها الشغالات حيث لايمكن لهذه اليرقات البحث عن طعامها بنفسها . ماعدا الحالات السابقة ، تلعب عملية البحث وإيجاد الغذاء دورا هاما فى حياة كثير من الحشرات .

وعادة يعتبر بداية إنجذاب الحشرات لغذائها من مسافة بعيدة غير محدد بعوامل خاصة . وأخيراً يحدث تمييز للغذاء عادة فى مربعات محدودة ويحدث ذلك نتيجة منبهات مختلفة .

٢-٢-١ إيجاد وتمييز الطعام للحشرات التى تأكل النباتات الخضراء

تنجذب الحشرات إلى العائل النباتى من مسافة بعيدة بواسطة حاسة الإبصار أو حاسة الشم . ويختلف هذا الانجذاب بدرجة كثيرة باختلاف أنواع الحشرات ووضعها . فمثلا ينجذب الجراد الصحراوى من جنس *Schistocerca* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) برؤية أى جسم صلب بحجم مناسب وبالذات أى نموذج ذى تخطيط رأسى (والاس Wallace عام ١٩٥٨) .

تلعب الألوان دورا هاماً فى تمييز الطعام . فمثلا ينجذب المن إلى اللون الأصفر وقد يتعلق ذلك بالحقيقة التى مفادها أن المن يفضل الأوراق حديثة السن أو المسنة التى يميل لونها إلى الصفرة . ويعتبر الشكل واللون من الأهمية بمكان للنحل لإيجاد الأزهار . وعموما يعتبر اللون من الأهمية بمكان لكثير من أنواع الحشرات التى تتغذى على الأزهار .

يلعب الشم دوراً هاماً فى الوصول إلى الغذاء وتمييزه . وقد وجد هاسكل وآخرون (Haskell et al) أن حوريات الجراد الصحراوى من جنس *Schistocerca* تستجيب لرائحة الطعام على بعد متر وتنتقل له ، ويحدث ذلك عندما تكون هذه الحوريات جائعة مسبقا .

فى الأماكن المغلقة ، يعتبر الاستقبال الكيماوى (الشم – الاستقبال الكيماوى بالملامسة – الذوق) عاملا هاما فى تمييز الغذاء النباتى . فالنحل الذى يقترب مباشرة للزهرة بحاسة الابصار يسترشد لهذه الزهرة برائحتها التى تنبثق منها . ويحدث عادة الاستقبال الكيماوى بالملامسة على عقل الرسغ ، ويؤدى تنبيه رسغ الذبابة (Blowfly) وأبى دقيق بمحلول سكرى إلى إمتداد الخرطوم . ويؤدى إحداث تنبيهات مشابهه على الخرطوم إلى تناول الطعام ، كما تؤدى حدوث تنبيهات أخرى عن طريق أجزاء الفم إلى استمرار تناول الطعام إذا ما كان مناسبا . فى الحشرات الماصة للرحيق مثل النحل تزداد قوة هذه الاستجابات بتركيز السكريات حيث تتناول الحشرة دائما الطعام الأكثر تركيزاً .

ويقترح كينيدى وبوث (Kennedy & Booth) عام ١٩٥١ : إن القاعدة التى يتم عن طريقها إنتخاب المن للنبات المناسب تكون على أساس مجموعتين من المنبهات . بعض العوامل المنبهه غير غذائية ولكنها عبارة عن كيماويات خاصة مرتبطة بالوضع التصنيفى للنبات ونتيجة ذلك تفضل حشرة المن نوع خاص من النبات . والعوامل الأخرى المنبهة هى عوامل غذائية حيث تعتمد على الظروف الفسيولوجية للنبات ، وهذه تؤثر عن طريق العصارة النباتية أو العوامل المرتبطة بها فسيولوجيا . وكلتا مجموعتى العوامل يمكن أن تضاد إحداهما الأخرى طالما

كان العائل المناسب من الناحية التصنيفية متواجد تحت ظروف فسيولوجية غير مناسبة والعكس صحيح ، والإختيار النهائى للمن يتضمن وجود توازن بين هاتين المجموعتين .

فى الحشرات القارضة مثل الجراد يلاحظ أنه عند حدوث ملامسة للطعام تهتز ملامس الحشرة بسرعة على سطح الطعام وبالتالى تنبه كيماويا عن طريق حاسة الذوق . أما عملية القرض التى تلى ذلك فتحدث نتيجة استجابة غير متخصصة ، فإذا كانت الحشرة جائعة فإنها سوف تقرض مواد كانت ترفضها فى الحالة العادية ولو أن هذه المواد قد تتقيؤها الحشرة كنتيجة لمنبهات الذوق . وينتج استمرار تناول الطعام عن وجود مواد جاذبة بما فيها المواد الغذائية فى الطعام (داد Dadd عام ١٩٦٣) . وقد وجد ثورشتينسن (Thorsteinson) عام ١٩٦٠ إن تغذية الحشرات التابعة لجنس *Cammula* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) تنتج بواسطة السكريات والأحماض والأمينية الموجودة طبيعياً فى أوراق القمح المستعملة كطعام . وقد حلل هامامورا وآخرون (Hamamura et al.) العوامل المشجعة على تناول الطعام فى يرقة دودة القز *Bombyx* وعزل عوامل منفصلة تقود إلى الإنجذاب والقرض والإبتلاع ، فالمركبان الكيماويان بيتا - سيتوستيرول والمورين قد عزلا كعوامل مشجعة على القرض ، أما السليولوز فإنه عامل مشجع على الابتلاع ويعزز بعدد من العوامل المساعدة مثل السكروز واينوسيتول والفوسفات غير العضوى والسيلكا . وعموما يظهر أن منبهات الذوق المناسبة تلعب دوراً هاماً فى استمرار تناول الطعام .

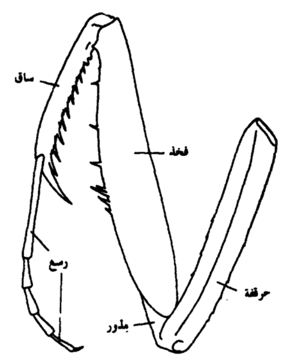
٢-٢-٢ إيجاد وتمييز الطعام للحشرات المفترسة

تمسك المفترسات بفريستها إما بالجلوس وإنتظارها إلى أن تعترض طريقها أو بالمطاردة الفعالة للفريسة . فمثلا يجلس فرس النبى من جنس *Mantis* وينتظر فريسته بينما يحرك رأسه ، وفى نفس الوقت تتحرك الفريسة فى اتجاهه . وعيون النطاط كبيرة تمكنه من الحكم على المسافة المضبوطة بينه وبين الفريسة ، وعندما يهجم على الفريسة يعدل من وضع الرأس بالنسبة للصدر بواسطة شعيرات الاستقبال الذاتى الموجودة على الجزء الأمامى من حلقة صدره الأولى لإنحراف الفريسة عن محاور الرؤية بين العينين . (ميتيلشتات Mittelstadt عام ١٩٦٢) .

تتحور الأرجل الأمامية فى النطاط للقنص وتكون مجهزة بأشواك (شكل ٢-١) ، وعندما تصبح الفريسة على مدى مناسب من النطاط ينقض عليها ويمسك بها بحركة سريعة من أرجله الأمامية وتتم هذه العملية بسرعة لاتتجاوز ٣٠ - ٦٠ مللى/ ثانية ، ثم يحملها للخلف إلى فمه .

قد وجد أن بعض حوريات الرعاش (Dragonfly) تنتظر فريستها بأن ترقد مختفية فى الطين عند قاع البركة وتقبض على الفريسة بواسطة الغطاء الشفوى . وهذا الغطاء يعتبر تحوراً للشفة السفلى حيث يستطيل مقدم الذقن ومؤخر الذقن كما تتحور الملامس مكونة أعضاء مقبضية (شكل ٢-٢) . ويمكن أن يمتد الغطاء الشفوى إلى أمام الرأس عن طريق زيادة ضغط الدم بينما تستعمل الملامس فى القبض على الفريسة . وبارتداد الغطاء الشفوى تُحمل الفريسة للخلف إلى الفكوك العليا .

تلجأ حشرات قليلة إلى عمل مصايد تقبض بها على فريستها ، فتقوم يرقة أسد النمل بحفر حفرة فى تربة رملية جافة يتراوح قطرها مابين بوصة واحدة إلى بوصتين وذات جوانب مائلة وتدفن نفسها فى قاع الحفرة ولايظهر منها غير رأسها فقط (شكل ٢-٣) . فإذا سارت نملة على حافة هذه الحفرة فإنه يصعب عليها الصعود فيها لعدم ثبات



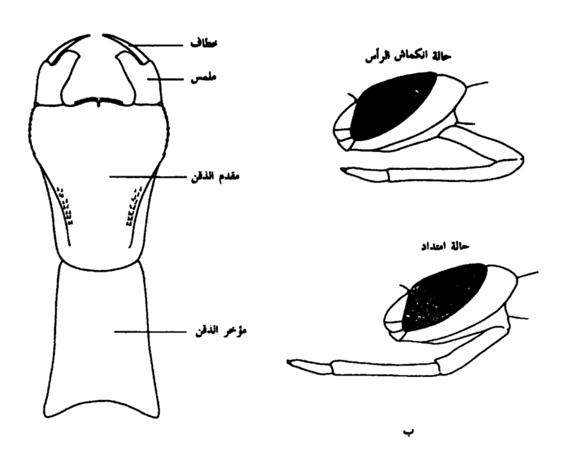
شكل (٢-١) رجل أمامية للقفص فى فرس النبى (عن إمز Imms عام ١٩٥٧) .

جوانب الحفرة . وعندئذ تقوم يرقات أسد النمل بحركات حادة من رأسها ضاربة الرمل الموجود حول النملة فتسقط الأخيرة فى قاع الحفرة فتنقض عليها اليرقة وتفترسها (شكل ٢-٤) .

وللسواد الأعظم من الحشرات التى تصطاد أخرى عيون متطورة تطورا كبيراً حيث تعطى الرؤية فقط الاستجابة المباشرة والسريعة للفريسة المتحركة .

وفى اليرقات المفترسة التى تكون العيون غير متطورة وتعيش غالبا تحت سطح الأرض مثل يرقات التابانا ، يتم العثور على الفريسة عن طريق حاسة الشم ، كما تستجيب الحشرات التابعة لجنس *Dytiscus* (من رتبة غمدية الأجنحة) أيضا للمنبهات الكيماوية فى الماء مفضلة ذلك على رؤية الفريسة .

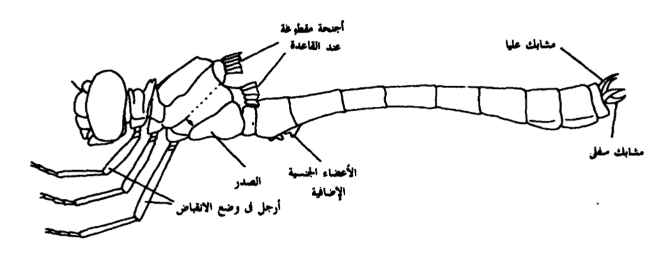
يُعتبر أحيانا التنبيه الآلى هاماً فى إيجاد الفريسة حيث تعتمد بعض الحشرات التابعة لمجموعة الرعاشات على المستقبلات الآلية الموجودة على قرون استشعارها أو الرسغ . ويمكن لحشرة *Notonecta* أن تستقر فى المكان الذى يقع بين الهواء والماء وتصطاد فريستها نتيجة حدوث التموجات التى تصدر منها ، وتعى الأهتزازات الناتجة عن طريق الشعيرات الحسية الموجودة على أرجل العوم . وبالنسبة للحشرات الأرضية تعتمد استجابة أسد النمل لفريستة على التنبيه الآلى من الرمل المنهار وكذلك على الرؤية . وتقتصر استجابة يرقات أبو العيد (من رتبة غمدية الأجنحة) لفريستها من المن على ملامسة الحشرة المفترسة للفريسة حيث تتحرك يرقات أبو العيد عبر ورقة من أوراق النبات بحثا عن الفريسة فى كل اتجاه أثناء تحركها ، وبعد أن تجد وتأكل حشرة من المن تظل فى نفس المساحة حيث تؤدى بعض الحركات الدورانية القصيرة .



شكل (٢-٢) أ - الشفة السفلى لرأس اليرقة الرعاش (عن جاردنر Gardner عام ١٩٦٠) .
ب - منظر جانبى لرأس يرقة الرعاش ويظهر حالة انكماش الشفة السفلى وحالة امتدادها (رسم تخطيطى) .



شكل (٢-٣) قطاع خلال الحفرة التى صنعها أسد النمل ، وترى اليرقة راقدة فى انتظار فريستها عند قاع الحفرة(عن بيرلاند ، جراسي & Berland Grassé عام ١٩٥١) .



شكل (٢-٤) رسم تخطيطى لذكر الرعاش يوضح التطور المائل للصدر الذى يحمل الأرجل فى وضع أمامى لتسهيل عملية الانقباض على الفريسة

٢-٢-٣ إيجاد العائل بواسطة الحشرات الماصة للدماء

قد يزداد الادراك الحسى بالعائل من مسافة بعيدة عن طريق تنبيهات الرؤية والشم والتنبيهات الآلية ، ويعتمد ذلك عموما على جنس الحشرة ووضعها . فحشرة التسى تسى من نوع *Glossina Swynnertoni* التى تعيش فى المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية يمكنها أن ترى الماشية المتحركة على بعد ٤٥٠ قدماً حيث تحتوى هذه المناطق على أشجار متناثرة وقليلة لاتحجب الرؤية ، أما فى الحشرة التى من نوع *Glossina medicorum* والتى تعيش فى الغابات الكثيفة والأدغال فإن رد فعلها للعائل المتحرك يكون على مسافات أقل من ٢٥ قدماً فقط . وتزيد حركة العائل من احتمال سرعة استجابة الحشرة له . عندما تصبح الرؤية محددة كما فى حشرة *Glossina medicorum* تصبح رائحة العائل من الأهمية بمكان . وإذا استجابت حشرة لرائحة العائل فإنها تشرع فى الطيران ثم تتجه إلى المنطقة الصادر منها الرائحة . وفى الأماكن المغلقة تصبح حاسة الرؤية أكثر أهمية (باكستون Buxton عام ١٩٥٥ ، تشابمان Chapman عام ١٩٦١) ، كما توجد عوامل أخرى تشارك جزئيا فى انجذاب الحشرة لعائلها . فبالإضافة إلى الشم تعتبر الحرارة الدافئة والبيئة الرطبة عوامل بيئية هامة للبعوض (براون Brawn عام ١٩٥٨) ، بينما يعتمد مص الدماء على طبيعة سطح جسم العائل الذى تقف عليه . فقد وجد أن البعوض يمتص الدماء بسرعة أعلى عند وقوفه على سطح خشن عنه عند وقوفه على سطح أملس ، وفى الظلام عنه فى النور . وقد لوحظ أن وخز أنسجة العائل ينتج عن مؤثرات شمية مع دفء العائل .

٢-٢-٤ إيجاد العائل بواسطة الطفيليات الداخلية

فى معظم الطفيليات الداخلية تضع أنثى الحشرة (جيل الآباء) بيضها فى العائل المناسب ، وتلعب حاسة الشم وأحيانا المستقبلات الكيماوية بالملامسة دوراً فى ذلك .

وفى بعض الحالات لايبحث الآباء عن عائل اليرقات ولكنها تضع بيض أو يرقات على الأماكن المألوفة على العائل ثم تتمكن اليرقات من الوصول إلى العائل عندما تتاح لها الفرصة . فمثلا تضع الذبابة التِّبرية التى تصيب الإنسان *Cardylobia* anthropophaga بيضها المخلوط بالبول . ثم تفقس اليرقات بعد يوم أو إثنين وتظل غير نشطة إلى أن يزور العائل المناسب هذا المكان . والعائل المناسب لهذه الحشرة إما أن يكون الإنسان أو أى حيوان ثديى آخر . وتنشط هذه اليرقات بتذبذب واهتزاز العائل ودفء جسمه وحينئذ تخترق جسمه عن طريق الجلد .

٢–٣ تفضيل الأطعمة Food preferences

٢–٣–١ تفضيل الطعام للحشرات الآكلة للنباتات الخضراء

تختلف درجة تخصص الحشرات لأنواع معينة من النبات . فبعض الأنواع وخصوصا التابعة لمتجانسة الأجنحة والذباب المنشارى تفضل نوع معين من النباتات وتُسمى الحشرات وحيدة العائل النباتى Monophagaus فمثلا تتغذى *Coccus fagi* على خشب الزان فقط ، بينما تتغذى يرقات الذبابة المنشارية *Xyelajulii* على نباتات الصنوبر فقط ، مع العلم أن بعض هذه الأنواع يمكن أن تتغذى على نباتات أخرى إذا ما أُجبرت على ذلك ، ويموت البعض الآخر إذا لم يجد العائل النباتى الخاص به ، وتسمى هذه الحشرات باسم الحشرات آكلة قليلا لنباتات معينة Oligophagous . فمثلا يتغذى أبو دقيق الكرنب (من رتبة حرشفية الأجنحة) على النباتات التابعة للعائلة الصليبية والنباتات الأخرى التى تحتوى على زيوت الخردل Mustard oils . وأخيراً توجد الحشرات آكله أنواع مختلفة من النباتات Polyphagaus ومع ذلك فإن هذه الحشرات تفضل أنواع معينة من النباتات فى طعامها ، كما هو الحال فى الجراد الصحراوى .

توجد وجهتا نظر خاصة بأساس أفضلية الطعام . الأولى تقترح : إن الأختيار يحكمه عوامل غير غذائية (ديثير Dethier عام ١٩٤٧ – ب ، ليبكلى وفراينكل Lipki & Fraenkel عام ١٩٥٦) . ومن المتفق عليه أن أوراق أغلب النباتات تكون ملائمة للحشرات من الوجهة الغذائية ولذلك فإن العوامل الغذائية لاتعتبر أساساً فى اختيار نوع النبات . وغالبا ما يعتمد الاختيار على العوامل الفسيولوجية أساسا والمواد الكيماوية كعوامل ثانوية مثل الجليكوسيدات وأشباه القلويات والزيوت الضرورية ، فمثلا تختار حشرة *Nomadacris* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) الحشائش الأكثر نعومة وغضاضة بغض النظر عن أنواع هذه الحشائش (تشابمان Chapman عام ١٩٥٧) ، كما يمكن لحشرة *Plutella* (من رتبة حرشفية الأجنحة) أن تبدأ فى التغذية على نباتات غير مقبولة من جانبها فى الحالة الطبيعية وذلك بتغليفها بزيت الخردل . وهذا الزيت يعتبر مكوناً ضرورياً للعائل النباتى الطبيعى .

ووجهة النظر المضادة فى هذا الموضوع مفادها إن أفضلية الطعام تكون مرتبطة بالمواد الغذائية فى النبات (كينيدى وبوث Kennedy and Booth عام ١٩٥١ وثورشتينسون Thorsteinson عام ١٩٦٠) . وقد رأى ثورشتينسون (Thorsteinson) أن السكريات والأحماض الأمينية فى النبات المستخدم كغذاء طبيعى ينبه تناول الطعام فى حشرة *Cammula* ، بينما ذكر ديثير (Dethier) عام ١٩٤٧ – ب أن اختيار العائل النباتى يكون على أساس الاختلاف فى درجة إنجذاب الحشرات لمختلف المكونات الكيماوية فى العائل . ويعتبر ثورشتينسون أن تثبيط

عملية تناول الطعام على قدر كبير من الأهمية دائما . وقد قسم الحشرات آكلة النباتات الخضراء إلى قسمين أساسيين . فى القسم الأول الذى يضم النطاطات تحدث عملية تناول الطعام بواسطة المنبهات الكيماوية الموجودة فى جميع النباتات ولكنها قد تصبح محدودة فى وجود المثبطات فى بعضها . وتختلف هذه المثبطات باختلاف الحشرات وهى تنتشر عشوائيا خلال المملكة النباتية ، وقد تتواجد فى جميع النباتات ماعدا بعض المجاميع النباتية .

٢-٣-٢ تخصص المفترسات

تعتبر بعض الحشرات المفترسة (وعلى الأخص تلك التى تتبع رتبة غشائية الأجنحة) ذات تخصص نسبى فى أختيارها للفريسة ، فتقبض حشرة *Philanthus* على النحل فقط ، بينما تتغذى بعض الزنابير (وعلى الأخص تلك التى تتبع عائلة Pompilidae) على بعض أنواع العناكب ، بينما تجمع *Gumenes* فى أعشاشها يرقات حرشفية الأجنحة فقط ولو أنها تكون من أنواع مختلفة . وقد وجد أن المفترسات الأخرى مثل تلك التى تتبع عائلة Asilidae (رتبة ثنائية الأجنحة) تقبض على أى شىء ذى حجم مناسب ويُبدى سلوكا مناسبا بما فيها القبض حتى على أفراد نفس نوع الحشرة المفترسة .

٢-٣-٣ أهمية اختيار الطعام

بالرغم من أن كثيراً من الحشرات يمكنها أن تُربى على مكونات غذائية غير عادية إلا أن غالبا ما تعتبر أفضلية الطعام ذات أهمية اعتبارية . فمثلا تفشل حشرة *Melanoplus* فى حياتها وبقائها على بعض العوائل النباتية ولكن عند تربيتها على طعامها المفضل (الخردل) فإنها تعيش وتتطور بحالة جيدة ولو أن التطور يكون أبطأ وعدد البيض الموضوع يكون أقل منه فى حالة تغذيتها على أصناف أخرى من النبات (بارنس Barnes عام ١٩٥٥) .

ويمكن للبعوض أن يعيش على رحيق الأزهار ولكن فى بعض الأنواع يحتاج إلى وجبة دم لإنتاج البيض وهذه الأنواع تُسمَى لاذاتيه التكاثر (Anautogenous) .

أما الأنواع الأخرى من البعوض التى يمكنها إنتاج البيض على غذاء مكون من الرحيق فقط فإنها تُسمَى ذاتية التكاثر (Autogenous) .

٢-٤ التكيف على الطعام Conditioning to food

توجد بعض الدلائل التى تشير إلى أن الحشرة يمكنها أن تتكيف على أطعمة معينة . فحشرة *Carausius* (التابعة لعائلة Phasmidae) ترفض تناول أوراق اللبلاب ولكنها اذا أجبرت على التغذية على هذا العائل النباتى فإنها فى النهاية تتكيف عليه وتفضله عن غيره من العوائل . وكذلك بالنسبة لحوريات الجراد التى تتغذى على بيئة صناعية يلاحظ أنها تجابه صعوبه عندما يقدم لها الحشائش كطعام طبيعى لها (هاسكيل وآخرون .Haskell et al عام ١٩٦٢) . وفى حالة حشرة *Carausius* تنتقل تغيير الأفضلية للطعام للجيل التالى . وهناك بعض الاقتراحات التى مفادها أن الطعام الذى تبدأ الحشرة آكلة النباتات الخضراء فى تناوله فإنها تبدى سلوكا واضحا من التكيف عليه ويصبح طعامها المفضل (هاسكيل وآخرون .Haskell et al عام ١٩٦٢) .

٢-٥ الاغتذاء وتناول الطعام Feeding and ingestion

عندما تميز الحشرة طعامها المناسب فإنها تبدأ فى تناوله . وتختلف عمليات تناول الطعام بإختلاف الحشرات .

٢-٥-١ تناول الطعام عند الحشرات آكله النباتات الخضراء

بالنسبة للحشرات آكلة النباتات النموذجية ذات أجزاء الفم القارضة ، تقوم بقرض شرائح من الغذاء وتمررها للخلف إلى الفم بمساعدة الفكوك السفلى بينما تدفع النطاطات الطعام فى الفم برفعه بين أرجلها الأمامية . وعادة تتغذى هذه الحشرات عند حافة ورقة النبات متجهة ناحية المركز ، وتمتنع الحشرة عن تناول الأجزاء الجامدة المتخشبة .

تحصل الحشرات التى تتغذى على السوائل على طعامها من العصير الخلوى أو من الأوعية المنتشرة مباشرة ، فالمن مثلا يثقب اللحاء . وعندما تهبط حشرة من حشرات المن فإنها تغمس أجزاء فمها فى نسيج النبات باستعمال عضلات الشد وعضلات الرد للوضع العادى الخاصة بالغمد ، ومن المحتمل أن تساعد الشفة السفلى فى ذلك . أما بالنسبة للنفاذية خلال بشرة أو برانشيمية الورقة فإن أجزاء الفم تواجه مقاومة وهذا له تأثير إلى حد ما على انتخاب مكان التغذية . ومن المحتمل التغلب على هذه المقاومة جزئيا بواسطة لعاب الحشرة الذى يذيب الصفائح الوسطية الموجودة بين خلايا النبات . عندما ينفذ الرمح فى الأنسجة يتدفق اللعاب ويكون غمداً حول الرمح . وفى بعض أنواع المن لاتبدأ عملية تناول الحشرة للعصارة النباتية إلا بعد وصول الرمح إلى اللحاء .

وتستغرق عملية إختراق الرمح لهذا النسيج حوالى ساعة واحدة فى المن . وتندفع العصارة النباتية فى الرمح ومنها إلى القناة الهضمية فى الحشرة بواسطة الضغط الواقع على العصارة فى النبات وارتفاع هذا الضغط عن الضغط داخل الرمح وبذلك يندفع الطعام السائل باستمرار من النبات إلى تجويف فم الحشرة عبر الرمح ، ويمكن أن تتحكم الحشرة فى معدل تدفق العصارة النباتية إلى الحشرة ، حيث يزداد معدل التدفق عند الجوع أو عند مصاحبتها للنمل .

٢-٥-٢ تناول الطعام عند الحشرات المفترسة

بعض الحشرات المفترسة مثل فرس النبى بعد أن تقبض على فريستها ، تقيدها تماما بقوة آلية ثم بعد ذلك تمزقها إلى قطع بفكوكها العليا القوية وتتناول جميع أجزاء الحشرة الفريسة . تحقن أنواع أخرى من الحشرات (مثل التى تتبع لعائلة Asi lidae من رتبة ثنائية الأجنحة) إفرازتها اللعابية فى الفريسة فتقتلها ، ثم يلى ذلك إجراء عملية هضم خارجى على محتوياتها وتتناول الجزء المهضوم من الفريسة تاركة جليدها الذى لم يهضم . وأخيرًا يوجد نموذج آخر من الافتراس كالحشرات المفترسة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة حيث تقبض على حيوانات أخرى وتحتفظ بها حية لاستعمالها كطعام لليرقات ، وتكون الفريسة فى هذه الحالة مشلولة بالسم الذى حُقِن فيها بواسطة آلة لسع الحشرة المفترسة .

٢-٥-٣ تناول الطعام فى الحشرات الماصة للدم

عندما تقف ذبابة التسى تسى على عائلها فإنها تنشر أرجلها بحيث تكون متباعدة عن بعضها وتمسك باحكام جلد العائل بواسطة الهوستللم المخلبى) ليخترق الجلد ويمزقه (انظر بوكستون Buxton عام ١٩٥٥) .

ولا تبدأ الحشرة فى تناول وجبة الدم بعد عملية الجس المبدئى لجلد العائل وطالما كان خرطومها مسحوبا جزئيا وغير مثبت بأكمله فى جلد العائل . وتتحرك الرأس وتحدث ضغوط جديدة على الجلد فى إتجاهات مختلفة ، وعن طريق الوخز المتكرر تسبب الذبابة نزيف دموى موضعى فى أنسجة العائل حيث ينبثق الدم على السطح فتبدأ الذبابة فى إمتصاصه . وتستغرق عملية إطعام حشرة *Glossina morsitans* حوالى دقيقتين .

فى البعوض ينثنى الرع داخل أنسجة العائل وعادة يخترق شعيرة دموية والذى منه تمتص الحشرة الدم مباشرة . ويحدث هذا أيضا فى البقة *Rhodnius* حيث ينفذ الرع فى الأنسجة كنتيجة فعل عضلات الشد وعضلات الرد للوضع الطبيعى ويلى ذلك ضغط مبدئى من عضلات الأرجل .

تحقن الحشرات الماصة للدم لعابها فى الجرح وعادة يحتوى هذا اللعاب على مادة مانعة للتجلط تمنع تجلط الدم فى الجرح وفى خرطوم الحشرة ، ولكن لعاب بعض الحشرات الماصة للدم مثل بعوضة الأيدس *Aedes* aegypti لا يحتوى لعابها على مادة مانعة للتجلط وبذلك يتجلط الدم فى معى الحشرة فى خلال ١٥ دقيقة من تناول وجبة الدم . وعلى أى حال فإن غياب المادة المانعة للتجلط لا تُضعف عملية تناول الطعام .

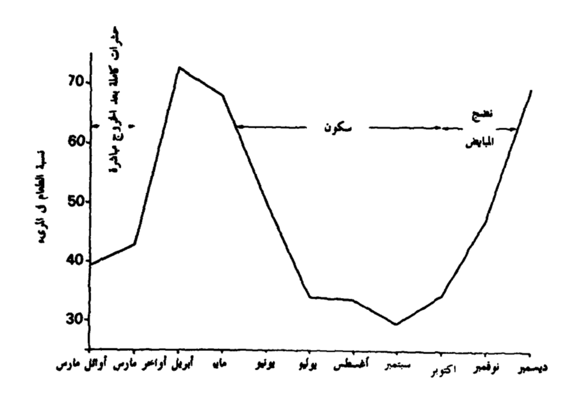
يتم امتصاص الدم نتيجة فعل مضخة تجويف الحلق الداخلى للحشرة ويستمر تناول الطعام إلى أن تتضخم الحشرة بشدة ؛ فيزداد وزن حشرة *Rhodnius* إلى أكثر من ست مرات خلال ١٥ دقيقة من بدء تناول وجبة الدم . وتحدد حجم وجبة الطعام فى حشرة *Rhodnius* على مدى تمدد بطن الحشرة والذى يحدده طبقة فوق الجليد . ويتكون جليد البطن من طبقة جليد داخلى غير متمايز وطبقة فوق جليد ذات ثنايا . ويحدث توسيع وتمدد للبطن باستمرار إلى أن تختفى ثنايا فوق الجليد وتصبح هذه الطبقة ناعمة ، كما تسهل مطاطية طبقة الجليد الداخلى عملية توسيع وتمدد البطن وتكون أقل صلابة فى الأعمار المبكرة . ومن المحتمل أن تتأثر مطاطية طبقة الجليد الداخلى بالافرازات العصبية حيث تصل هذه الافرازات إلى جدار الجسم عن طريق أعصاب البطن فتعمل على زيادة مطاطية هذه الطبقة . وهذا التأثير يكون وقتيا ويقل بعد الانتهاء من تناول الطعام (مادريل *Maddrell* عام ١٩٦٦ – أ) .

٢-٦ الحشرات التى تُنَمِّى الفطريات Fungus - growing insects

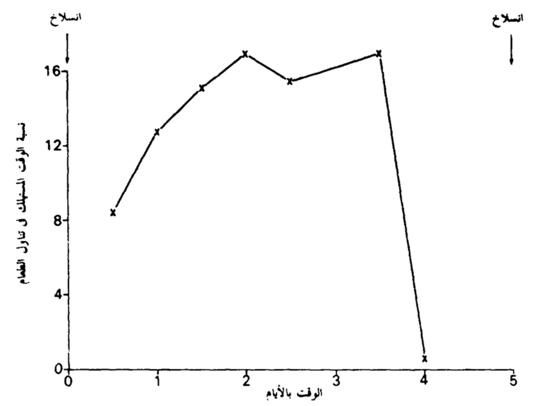
يمكن لبعض أنواع من النمل الأبيض والنمل أن تُنمِّى فطريات على مواد مجهزة ، فقد وجد أن مجموعة النمل الأبيض المسماه بالنمل الأبيض الكبير تنتج قرص من خشب ممضوغ حيث تنمو عليه هيفات الفطريات وتنتج الكونيديات ، بعض هذه الفطريات مثل فطر *Xylaria* (وهو من الفطريات الزقية Ascomycetes) لا يتاخم عشوش النمل الأبيض ، ولكن فطريات النمل الأبيض Termitomyces (وهى من الفطريات الدعامية Basidiomycetes) هى التى تتواجد فقط فى هذه الحشرات . ينتج فطر *Xylaria* فقط أجسام مثمرة عندما يهجر النمل الأبيض العش . وتأكل الشغالات كميات قليلة من الفطر ويمكن لبعض اليرقات أن تتناوله (جراس Grass'e عام ١٩٤٩) .

٢-٧ توقيت الاغتذاء The timing of feeding activity

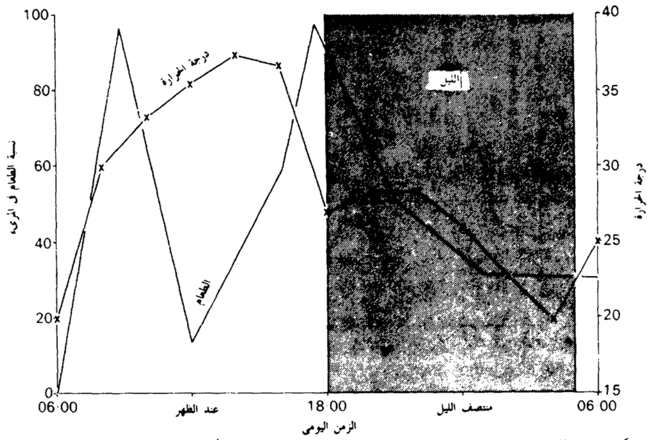
ينتج سلوك تناول الطعام من تجمع سلسلة من المنبهات الداخلية والخارجية . فالعذارى لاتتغذى إطلاقا ، كما توجد حشرات كاملة من أنواع مختلفة تابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ولعائلة Oestridae (من رتبة ثنائية الأجنحة) لاتتناول طعاماً ، وغالبا مايكون لهذه الحشرات الكاملة أجزاء فم مختزلة . كما لايحدث تناول للطعام عند خروج الحشرات الكاملة الحديثة من العذارى ، كما تقل هذه العملية جداً أو لاتحدث بالمرة أثناء دور السكون (شكل ٢-٥) ووقت الانسلاخ (شكل ٢-٦) . ولا تتغذى إناث البعوض بالرغم من انتاجها للبيض . وتعتبر حالة تناول الغذاء أيضا هامة كما تنخفض النزعة إلى تناول الطعام بشدة بعد تناول الحشرة لوجبتها ويستحيل حدوث ذلك طبيعيا كما سبق ذكره فى حشرة *Rhodnius* حيث تتناول هذه الحشرة وجبة دم كبيرة فى كل عمر من أعمارها . وقد لوحظ عدم انجذاب ذبابة التسى تسى لعوائلها فى خلال يومين أو ثلاثة من تناول وجبتها . أما بالنسبة للحشرات آكلة النباتات الخضراء فيكون لديها فترات هدوء تتخلل فترات تناول الطعام . وخلال فترات الهدوء هذه يختزل نشاط تناول الطعام كما تختزل بقية النشاطات الأخرى فيها .



شكل (٢-٥) التغيرات الموسمية فى كمية الطعام الذى تتناوله أنثى الحشرات الكاملة للجراد الأحمر (عن تشابمان عام ١٩٥٧) .

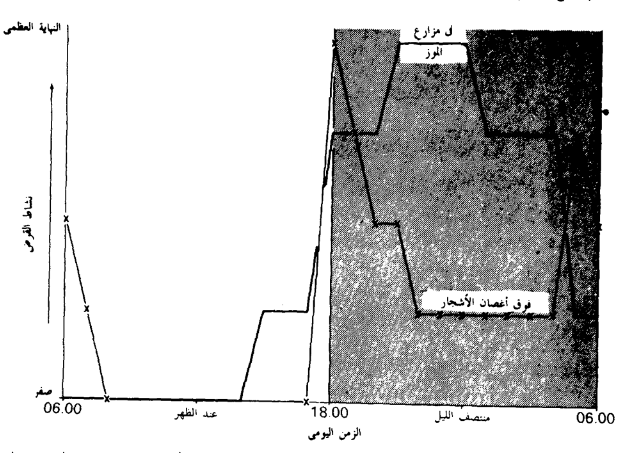


شكل (٢-٦) التغيرات فى طول الوقت المستهلك فى تناول الطعام للجراد من جنس **Locusta** خلال العمر الثالث للحورية (عن إيليس **Ellis** عام ١٩٥١).



شكل (٢-٧) الاختلافات اليومية فى كمية الطعام الذى تتناوله ذكور الحشرات الكاملة للجراد الأحمر (عن تشابمان **Chapman** عام ١٩٥٧.

غير هذه العوامل السابقة ، يوجد عادة إختلاف يومى أيضا فى تناول الطعام ، وهذا الإختلاف يرتبط مباشرة بالظروف البيئية الموجودة مثل الضوء والحرارة التى قد تكون عوامل محددة . والتغير فى هذه الظروف قد يكون له أهميته فى تنبيه الطعام ، فمثلا تتغذى حشرة *Nomadacris* أساساً فى الصباح وفى المساء (شكل ٢-٧) عندما تتغير الظروف بسرعة . كما يقوم كثير من أنواع البعوض بوخز عوائله عند الغسق بالرغم من أن الوخز يتأثر بالعوامل المناخية ويظهر التوقيت كنتيجة جزئية للإيقاع الداخلى لنشاط الحشرة . ويختلف نشاط تناول الطعام أيضا باختلاف موطن الحشرة . ففى الغابات تلدغ البعوضة *Aedes africanus* أثناء النهار على مستوى الأرض أو أثناء الغسق على مستوى أعلى من نباتات البيئة ، كما تلدغ حشرة *Mansonia fuscopennata* فى أوقات مختلفة وتحت ظروف مختلفة (شكل ١-٨) .



شكل (٢-٨) التغيرات اليومية فى نشاط القرض لحشرة Mansonia Fuscopennata فى غابة ذات أغصان كثيفة وفى مزارع الموز (عن هادو Haddow عام ١٩٦١) .

٢-٨ تخزين الطعام Food storage

تبنى كثير من الحشرات مخازن مؤقتة داخل جسمها لتخزين الغذاء فى الأجسام الدهنية . وفى الحشرات التى تتغذى على سوائل تعتبر الحوصلة أيضا مخزن للغذاء . كما يعتبر التخزين الخارجى من صفات الحشرات الأجتماعية .

ففى كثير من الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة والتى تعيش معيشة فردية تبنى مخازن وتوفر لها الغذاء لتستعملها يرقاتها ، والبعض (كما فى حالة Ammophila) تقدم مؤنًا متوالية للعش . وهذه الحشرة الأخيرة تحفر حفرة تحت الأرض وتوفر فيها يرقة من حرشفية الأجنحة ثم تضع بيضة واحدة وتسد هذه الحفرة وتبدأ فى عمل واحدة أخرى جديدة وهكذا . وفى كل صباح عندما تطير الأنثى فإنها تزور كل عش وتختبر حالة المؤنة الغذائية فيه ، فإذا أطمأنت إلى وفرته فإنها تغلق العش وتتركه إلى اليوم التالى إما إذا لم تجد طعاماً كافياً فإنها تجلب له مؤنة طازجة . وتظل الأنثى فى جلب الطعام للعش طالما تشعر بضرورة ذلك إلى أن تصبح اليرقة تامة النمو وهنا تضع الأنثى المخزون الغذائى النهائى وتغلق العش لآخر مرة . بعض الزنابير الأخرى الانفرادية (مثل Eumenes) والنحل الانفرادى تضع كمية كبيرة من المؤنة فى العش عند وضع البيض وهذه المؤنة تكفى لنمو وتطور اليرقات ، وفى هذه الحالة لاتزور الإناث هذه الأعشاش بالمرة . وعندما تصل الشغالات الجامعة للرحيق إلى الخلايا فإنها تفرغ ما جمعته من رحيق فى عيون سداسية خاصة بعد أن تكون قد قامت باختزال نسبة الرطوبة منه إلى حوالى ٢٠٪ . ويمد العسل الحشرات الكاملة واليرقات بالمواد الكربوايدراتية والماء ، أما البروتين فإنه يشتق من حبوب اللقاح . ويسهل جمع حبوب اللقاح وجود شعيرات مشطية يتميز بها النحل حيث تعلق حبوب اللقاح على هذه الشعيرات .

٢-٩ الإطعام الاجتماعى Social feeding

٢-٩-١ تبادل المنفعة الغذائية

يحدث دائما فى الحشرات الأجتماعية تبادل منفعة غذائية . فمثلا عندما تطعم شغالة نملة يرقة فإنها تحصل من اليرقة على نقطة من السائل اللعابى الذى قد يكون جاذباً للشغالة حيث يغريها لعاب اليرقة فلا تنتظر الشغالة أن تقدم لها اليرقة أى شىء مقابل إطعامها . ويعتبر تبادل المنفعة الغذائية هو أساس النظم الاجتماعية فى الحشرات (هويلر wheeler عام ١٩٢٢ ، ريتشاردز Richards عام ١٩٥٣) ، أما فى الزنبور المسمى *Vespula* sylvestris فإنه بالرغم من وصول لعاب اليرقات للشغالات إلا أن هذا اللعاب لا يعتبر من الجاذبات الخاصة لهذه الشغالات . ومن المحتمل أن يكون إفراز اللعاب هو الطريقة التى بها تتخلص اليرقة من الماء الزائد ، وإن إزالته بواسطة الشغالات يمنع فساد العش . وبالتالى فإنه فى هذه الحشرة لاتحدث تبادل منفعة غذائية نموذجية . وإذا وجدت مثل هذه العلاقة فإنها تصبح تحوراً من وجهة نظر النشوء والتطور (بريان وبريان Brian & Brian عام ١٩٥٢) .

الفصـــل الثـــالث

القنـــاة الهضمـــية

THE ALIMENTARY CANAL

تتكون القناة الهضمية من ثلاث مناطق هى المعى الأمامى والمعى الأوسط والمعى الخلفى ، وقد تتحور بعض أجزائها تشريحياً أو فسيولوجيا لتؤدى وظائف مختلفة . يقوم المعى الأمامى عادة بحفظ الطعام وفى بعض الأحيان يساعد على تفتيت الطعام قبل مروره إلى المعى الأوسط ، وهذا الأخير يغطى فى معظم الحشرات بغشاء رقيق ويختص مبدئيا بإنتاج الإنزيمات (الخمائر) وامتصاص نواتج الهضم . فى بعض الحشرات التى تتناول سوائل يتخصص المعى الأوسط (مع باقى أجزاء القناة الهضمية) فى تسهيل سرعة طرد الماء من الجسم . يُوصل المعى الخلفى الغذاء غير المهضوم إلى الخارج عبر فتحة الشرج ولكن له أيضا وظائف أخرى ، وعلى وجه الخصوص يقوم المستقيم بتنظيم الأملاح والماء .

تغذى القناة الهضمية بأعصاب محركة من الجهاز العصبى الفمى المعدى Stomatogastric والجهاز العصبى المركزى اللذين ينظمان حركات القناة الهضمية ومرور الطعام فيها .

توظف غدد مختلفة مرتبطة بأجزاء الفم فى انتاج اللعاب أساسا وتؤدى أدواراً أخرى هامة مثل انتاج الفرمونات فى الحشرات الأجتماعية والحرير فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

٣-١ التركيب العام General structure

تنقسم القناة الهضمية فى الحشرات إلى ثلاث مناطق رئيسية هى :

المعى الأمامى أو السبيل الفمى Stomodaem الذى ينشأ جنينيا من طبقة الخلايا الجرثومية الخارجية أو مايسمى بالإكتوديرم (Ectoderm) ، والمعى الأوسط الذى ينشأ جنينيا من طبقة الخلايا الجرثومية الداخلية أو مايسمى بالاندوديرم (Endoderm) والمعى الخلفى الذى ينشأ جنينيا كالمعى الأمامى من الإكتوديرم .

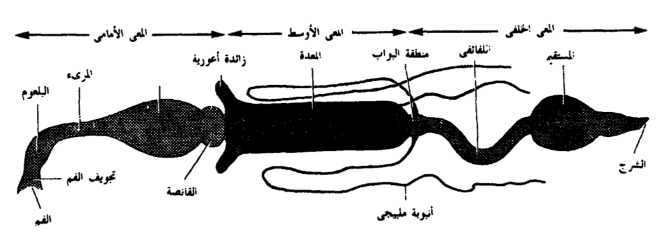
فى كثير من الحشرات يعاد تقسيم هذه المناطق إلى أجزاء مختلفة من الناحية الوظيفية ، وأكثر هذه التقسيمات شيوعا هى :

البلعوم والمرىء والحوصلة ومقدم المعدة أو القانصة فى المعى الأمامى ، الزوائد الأعورية والمعدة فى المعى الأوسط الفتحة البوابية واللفائفى والمستقيم فى المعى الخلفى (شكل ٣-١) .

تُدَعَّم القناة الهضمية داخل الجسم بعضلات من الناحيتين الأمامية والخلفية ، كما تدعم فى أماكن أخرى كثيرة بأنسجة ضامة وبالقصبات الهوائية على وجه الخصوص التى تشكل عنصراً هاماً للنسيج الضام .

عادة تظهر القناة الهضمية كأنبوبة مستمرة تمتد من الفم إلى فتحة الشرج ، ولكن فى بعض الحشرات التى تأكل طعاما سائلا يكون الاتصال بين المعى الأوسط والمعى الخلفى معدوما . وتوجد هذه الحالة فى بعض الحشرات الثاقبة الماصة للنبات التابعة لمتغايرات الأجنحة Heteroptera (جود تشايلد Goodchild عام ١٩٦٣ - ب) وفى اليرقات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة التى تهضم فريستها خارج الفم . تحدث تحورات مشابهة فى يرقات الحشرات الأجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وتكون من نتيجته أن اليرقات لاتفسد العش مطلقا ، وفى هذه الحالة توضع حبيبات البراز على جلد الانسلاخ الناتج من تحول اليرقة إلى عذراء .

يرتبط طول القناة الهضمية إلى حد ما بنوع الطعام الذى تتناوله . فالحشرات التى تتناول طعاماً يحتوى على نسبة عالية من البروتين تكون قناتها الهضمية أقصر من الحشرات التى تتناول طعاما يحتوى على نسبة عالية من السكريات . ولكن تلك ليست حقيقة تنطبق على جميع الحالات .

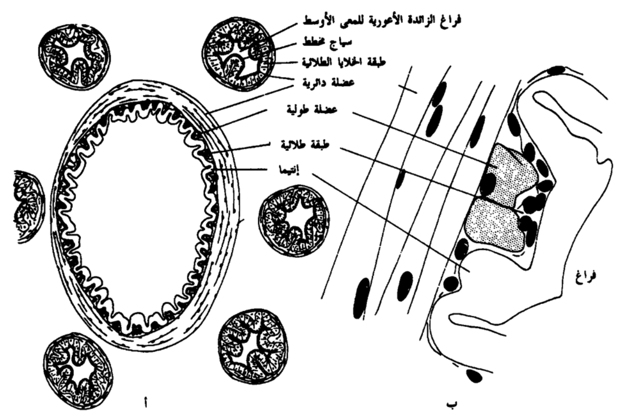


شكل (٣-١) رسم تخطيطى يبين أقسام وزوائد القناة الهضمية (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

٣-٢ المعى الأمامى Foregut

المعى الأمامى ذو منشأ اكتودرمى فهو يغطى بطبقة من الجليد تسمى الأنتيما والتى تُنزع عند كل إنسلاخ بنفس الطريقة التى تحدث لباق الجليد . يتكون النسيج الطلائى للمعى الأمامى من خلايا مفلطحة ذات حدود غير واضحة . بعد الطبقة الطلائية للخارج توجد طبقة العضلات الطولية وطبقة العضلات الدائرية ، والأخيرة تكون عادة كاملة التكوين نسبيا (شكل ٣-٢) . ولا تنغمس طبقة العضلات الدائرية فى الطبقة الطلائية ولكنها تستمر حول القناة الهضمية ولذلك فإن انقباضها يؤدى إلى تطور الثنية الطولية (شكل ٣-٢أ) . وعندما تنتفخ القناة

بالطعام تصبح هذه الثنايا مفلطحة للخارج . فى مقدم المعدة توجد ستة إلى ثمانية نتوءات من الجدار الداخلى والعضلات الطولية يمكن أن تنغمس فى العضلات الدائرية أو فى الطبقة الطلائية . للخارج من طبقتى العضلات يوجد غلاف رقيق من نسيج ضام .



شكل (٣-٢) أ - قطاع عرضى فى المعى الأوسط والزائدة الأعورية للمعى الأوسط لحشرة Chorthippus
ب - قطاع فى المعى الأمامى بقوة تكبير أعلى .

٣-٢-١ البلعوم

البلعوم هو الجزء الأول من المعى الأمامى ، وهو الذى يلى تجويف الفم . بصرف النظر عن المعى الأمامى النموذجى ، يكون للبلعوم نظام عضلى عبارة عن سلسلة من العضلات الموسعة التى تنغمس فيه وتخرج هذه العضلات من على خيمة المخ من الناحية البطنية ومن الجبهة من الناحية الظهرية وتكون متطورة بدرجة كبيرة فى الحشرات الماصة للسوائل وخاصة تلك التى تتبع رتبتى حرشفية وغشائية الأجنحة حيث توجد المضخة البلعومية التى تسحب السوائل إلى داخل القناة الهضمية . توجد هذه العضلات أيضاً فى الحشرات القارضة وتلعب دوراً جزئيا فى مرور الطعام للخلف من الفم إلى المرىء .

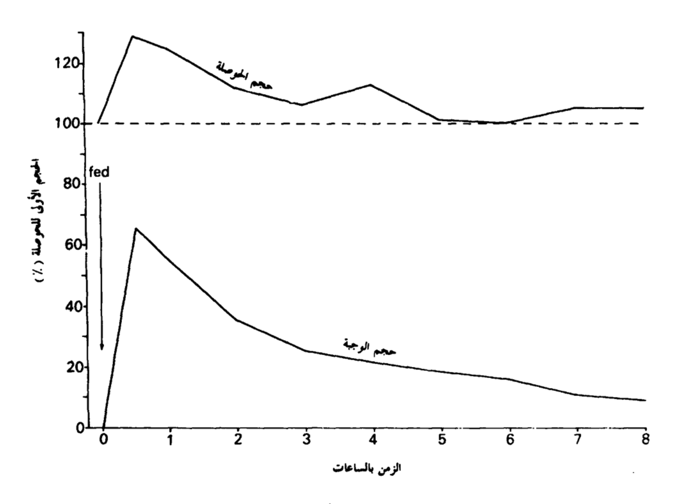
٣-٢-٢ المـرىء

هو جزء غير متميز من المعى الأمامى ويعمل على مرور الطعام للخلف من البلعوم إلى الحوصلة .

٣-٢-٣ الحوصلة

الحوصلة هي جزء متضخم من المعى الأمامي والتى فيها يُخزَن الغذاء . وعادة تشكل الحوصلة الجزء الخلفى من المرىء ، ولكن فى الحشرات الماصة للسوائل تتكون الحوصلة من ردب (أنبوبة مسدود أحد طرفيها) جانبى . عندما تصبح الحوصلة فارغة فإنها تنثنى طولياً وعرضياً ، ولكن فى الصرصور الأمريكى يحدث بها تغير طفيف فى الحجم حيث أنها عندما تكون خالية من الطعام فإنها تمتلىء بالهواء (شكل ٣-٣) (دافى ، تريهيرن Davey and Treherne عام ١٩٦٣ – أ) .

عموما لايحدث إفراز للانزيمات وامتصاص للغذاء فى الحوصلة حيث تكون محددة بطبقة من الأنتيما غير المنفذة ولو أنه يمكن حدوث عملية الهضم نتيجة إنزيمات اللعاب التى تمر للخلف إلى الحوصلة مع الغذاء ، ونتيجة انزيمات المعى الأوسط التى ترجع منه إلى الحوصلة . وبالرغم من أن مقدم المعدة يعمل كصمام لمنع حركة الغذاء إلى الأمام فإنه لايمنع إرجاع عصارة المعى الأوسط .



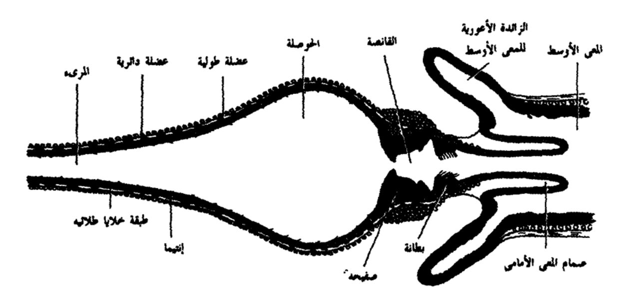
شكل (٣-٣) تغير حجم الحوصلة والوجبة الغذائية بعد تناول الصرصور الأمريكى الطعام ويظهر الثبات النسبى لحجم الحوصلة (عن دافى ، تريهيرن Davey & Terherne عام ١٩٦٣ – أ)

٣-٢-٤ مقدم المعـــدة (القـــانصـة)

يتحور مقدم المعدة فى الحشرات المختلفة . ففى الحشرات الماصة للسوائل يغيب مقدم المعدة ماعدا صمام صغير عند منشأ المعى الأوسط . يوجد صمام أيضا فى كثير من الحشرات الأخرى (شكلى ٣-٤ ، ٣-٥) ودائما ما تشكل العضلات الدائرية عضلة قابضة عند مدخل المعى الأوسط .

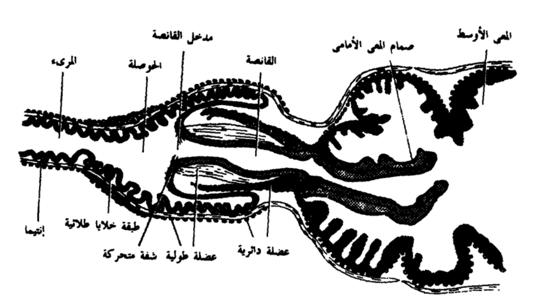
فى الصراصير المنزلية وصراصير الغيط تنمو الانتيما فى مقدم المعدة مكونة ست صفائح أو أسنان قوية التى تعمل على تفتيت الغذاء (شكل ٣-٤) . يتحكم مقدم المعدة فى مرور الطعام من الحوصلة إلى المعى الأوسط .

فى الحشرات التابعة لرتبة Acrididae توجد ست ثنايا طولية بأسنان صغيرة دائرية ، وهنا يعمل مقدم المعدة ببساطة كصمام يستبقى الغذاء فى الحوصلة بينما يسمح بمرور الإنزيمات للأمام من المعى الأوسط إلى الحوصلة .

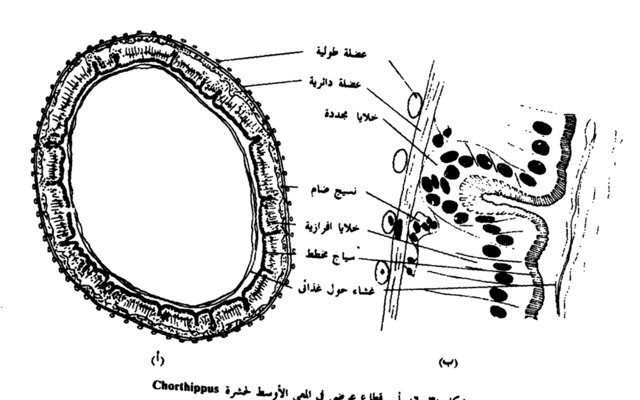


شكل (٣-٤) قطاع طولى فى المعى الأمامى للصرصور الأمريكى (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

يُعتبر مقدم المعدة فى النحل متخصص جداً (شكل ٣-٥) ، حيث يوجد انبعاج أمامى فى الحوصلة ينتهى بأربع شفيات متحركة ومزودة بعدد من الأشواك . وبجانب تحكم مقدم المعدة فى حركة الغذاء من الحوصلة إلى المعى الأوسط ، فإنه قادر على نزع حبوب اللقاح المعلقة فى الرحيق فى الحوصلة بينما يستبقى الرحيق . وتحافظ الحركات الالتوائية للحوصلة على نثر وأنتشار حبوب اللقاح بينما تعمل شفيات مقدم المعدة حركات سريعة ومفاجئة فى نفس الأتجاه فتنزع حبوب اللقاح وتحتجزها ، وبهذا تتكون مُضْغة حبوب اللقاح التى تمر بعد ذلك للخلف عبر مقدم المعدة لتصل إلى المعى الأوسط . ويبقى الرحيق فى الحوصلة لحين حدوث ارتجاع له خارج الجسم ويجهز حتى يصبح عسلاً .



شكل (٣-٥) قطاع طولى فى قانصة نحلة العسل (عن ستودجراس Snodgrass عام ١٩٥٦) .

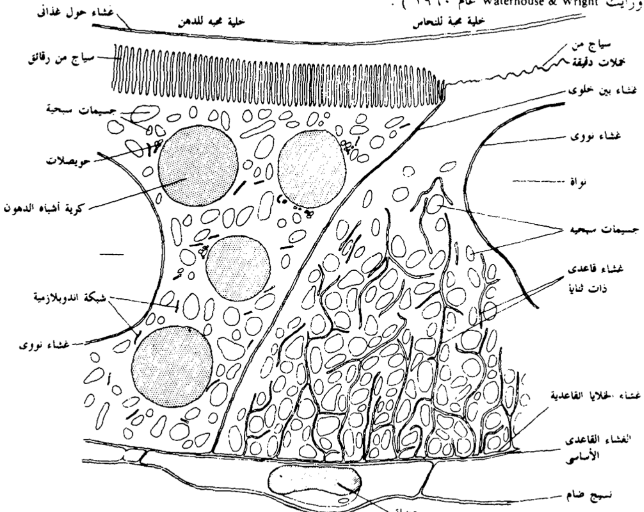


شكل (٣-٦) أ قطاع عرضى فى المعى الأوسط لحشرة Chorthippus
ب - قطاع فى المعى الأوسط بقوة تكبير أعلى .

٣-٣ المعى الأوسط Midgut

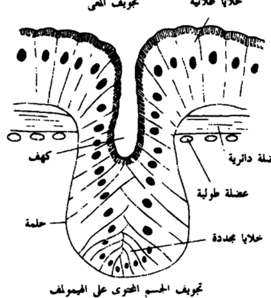
لايبطن المعى الأوسط بطبقة جليدية ولكن فى معظم الحشرات يبطن بغشاء رقيق يُسمَى الغشاء حول الغذائى Peritrophic .

للخلايا الطلائية بالمعى الأوسط صفات خاصة ، فهى طويلة وعمادية وبها خملات دقيقة تُكون سياجاً مخططاً يحيط بتجويف المعى الأوسط (شكل ٣-٦) . من الناحية النموذجية ينثنى الغشاء القاعدى بعمق كبير وترتبط الجسيمات السبحية (الميتوكوندريا) ذات الأعداد الكبيرة بهذه الثنايا (شكل ٣-٧ الخلايا المحبة للنحاس) ، وتكون الأنزيمات . وقد توجد أشكال مختلفة من الخلايا . فمثلا فى يرقات ذبابة Lucilia توجد خلايا محبة للدهن Lipophilic وخلايا محبة للنحاس Cuprophilic ، الخلايا الأولى تحتشد بكرات أشباه الدهون والنشا الحيوانى (الجليكوجين) ويكون السياج المخطط غير طبيعى حيث يكمن فى الصفائح المتوازية . تنتشر الجسيمات السبحية خلال الخلية (شكل ٣-٧) . وتحتوى الخلايا المحبة للنحاس على إنزيمات الاستراز والسيتو كروم اكسيداز وتكون الخملات الدقيقة متفرقة وغير كثيفة وقصيرة . ترتبط الجسيمات السبحية بثنايا بغشاء الخلايا القاعدية (ووترهوس ورايت Waterhouse & Wright عام ١٩٦٠) .



شكل (٣-٧) رسم تخطيطى للخلايا المتاخمة المحبة للدهن والمحبة للنحاس من المعى الأوسط ليرقة ذبابة Lucilia (عن ووتر هاوس ، رايت Waterhouse & Wright عام ١٩٦٠) .

ترتبط الخلايا العمادية بعمليتى إفراز الانزيمات والامتصاص . ويمكن ملاحظة التغيرات النسيجية خلال دورة الافراز ؛ فعند أول حبيبات تظهر فى السيتوبلازم ، تسبب هذه الحبيبات فراغات تنطلق وتتحرر منفصلة عن بعضها فى تجويف المعى الأوسط عبر السياج المخطط أو أنها تنضم جميعها مكونة فراغ واحد كبير . قد يؤدى وجود الافراز إلى حدوث تحلل كامل للخلية ، وهذه الأخيرة يحل محلها خلية أخرى بواسطة الخلايا المُجدِّدة . مثل هذا التحلل قد يحدث عشوائيا خلال القناة الهضمية أو أنه يمر فى موجات على طول طبقة الخلايا الطلائية . ويُسمَى الأفراز الذى يؤدى إلى حدوث تحلل تام للخلية باسم الافراز الكامل Holocrine secretion أما الافراز الذى لايؤدى إلى حدوث تحلل تام للخلية ولكنها تستعيد وظيفتها مرة أخرى فإنه يسمى الافراز الجزئى Merocrine secretion .



شكل (٣-٨) رسم تخطيطى لكهف بالمعى الأوسط الذى يمتد خلال الطبقة العضلية مكونا حلمة (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

فى يرقات حرشفية الأجنحة (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) توجد خلايا جوبلت (Goblet cells) بالإضافة إلى الخلايا العمادية ، ولهذه الخلايا تجويف داخلى ذو حواف مخططة ضعيفة ، وهذا التجويف طبقا لما ذكره ووترهوس (Waterhouse) عام ١٩٥٧ لايفتح فى تجويف المعى الأوسط . ومن المحتمل أن تلعب خلايا جوبلت دورا فى عملية الافراز وبالإضافة إلى ذلك تبدو هذه الخلايا مرتبطة بعملية الاخراج التخزينى . فى الحشرات التابعة لجنس *Tineola* (من رتبة حرشفية الأجنحة) يتم تراكم المعادن والأصباغ فى تجويف جوبلت أو فى سيتوبلازم الخلايا ، وتطرد هذه المواد عند الانسلاخ التالى عند تجديد كل النسيج الطلائى .

تلعب خلايا المعى الأوسط دوراً ثانوياً فى عملية الاخراج كما هو الحال فى حشرة رودنيس *Rhodnius* حيث يتحلل الهيموجلوبين فى الخلايا إلى هيماتين ، وصبغة الدم الخضراء (فردوهيم Verdohaem) ، والصبغة الصفراوية الخضراء (Biliverdin) . وتتجمع الأخيرة وتتراكم ثم تُطرد فى تجويف القناة الهضمية للتخلص منها .

عندما تتحل خلايا المعى الأوسط أثناء الافراز ، تتكون خلايا جديدة بواسطة أنقسام وتمايز الخلايا المُجَدِّده (شكل ٣-٦) ، وهذه الأخيرة عبارة عن خلايا صغيرة تقع عند قاعدة خلايا النسيج الطلائى وتكون إما مبعثرة أو فى مجاميع ويطلق عليها اسم المنابت (nidi) كما هو الحال فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة . وفى بعض الأحيان توجد الخلايا المجددة فى قاع ثنايا أو كهوف النسيج الطلائى ، وتُرى هذه الكهوف فى كثير من الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة كحلمات صغيرة على الجانب الخارجى للمعى الأوسط (شكل ٣-٨) .

تظهر طبقة العضلات الموجودة على الجانب الخارجى للنسيج الطلائى غير كاملة التكوين ، بينما تقع العضلات الدائرية متاخمة للنسيج الطلائى . وهذا الوضع فى المعى الأوسط يكون معاكساً لوضع هذه العضلات فى المعى الأمامى . وترتبط طبقات العضلات بغلاف من نسيج ضام رقيق .

٣-٣-١ التمايز التشريحي

من الناحية التشريحية ، يتكون المعى الأوسط من أنبوبة بسيطة غير متمايزة ماعدا وجود أربع أو ست أو ثمانى زوائد أعورية عند النهاية الأمامية . ولو أنه فى بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يتمايز المعى الأوسط إلى حجرة فؤادية أمامية (سنودجراس Sondgrass عام ١٩٣٥ ، ويسميها مؤلفون آخرون مقدم المعدة) ومعدة طويلة . بينما فى الحشرات التابعة لمتغايرات الأجنحة توجد أربع مناطق ويخرج من المنطقة الأخيرة عدد وفير من الزوائد الأعورية التى تعتبر أماكن نمو وتكاثر للبكتريا .

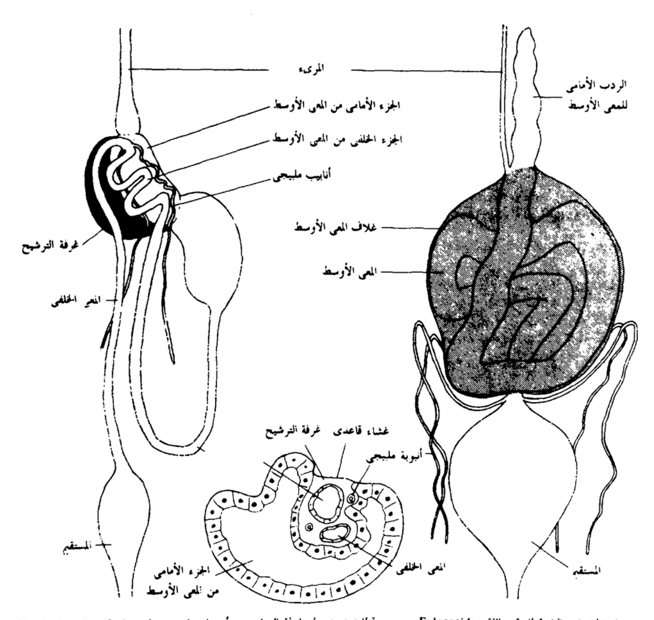
تتغذى الحشرات التابعة لرتبة متجانسة الأجنحة على السوائل النباتية . وللحصول على تغذية كافية يجب أن تتناول الحشرة كميات كبيرة من الطعام السائل ، وهنا تحدث تحورات فى القناة الهضمية للعمل على سرعة طرح الماء الزائد والذى دخل جسم الحشرة مع الطعام السائل . ويعتبر هذا ضرورى لمنع التخفيف الزائد للهيمولمف ولتركيز الطعام لتسهيل الفِعْل والنشاط الانزيمى .

وتبدو هذه المشكلة أقل حدة فى باقى الحشرات التى تتغذى على سوائل لأن احتياجات هذه الحشرة من الطعام تكون أقل .

فى الحشرات التابعة لرتب حرشفية وغشائية وثنائية الأجنحة ، التى تتغذى على الرحيق فى طور الحشرة الكاملة ، فإنها تحتاج فقط إلى الطعام للحفاظ على الحياة ، أما نموها فيكون قد أكتمل ويكفى كمية الطعام الذى اختزنته فى جسمها أثناء الطور اليرقى لتطور البيض . ولذلك فإن الحشرات الكاملة تتناول كميات قليلة فقط من الطعام السائل . ويخزن هذا الطعام السائل فى الحوصلة التى تبطن من الداخل بجليد غير منفذ ، وتمر كميات قليلة من هذا الطعام السائل للخلف إلى المعى الأوسط طبقا لاحتياج هذه الحشرات . بهذه الطريقة لايحدث تخفيف زائد للهيمولمف لعدم امتصاص كمية كبيرة من الغذاء السائل . وقد وجد أن حجم الطعام السائل الذى يتناوله البق يكون كبيرا جدا مع عدم وجود حوصلة فى قناتها الهضمية ولكنه يوجد مستقيم كبير يمر إليه الماء بأسرع مايمكن .

فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Cicadoidea تتحقق عملية طرد الماء إلى المستقيم بواسطة الجزء الأمامى من المعى الأوسط الذى يشكل مثانة كبيرة ذات جدار رقيق ومرتبطة تماماً مع الجزء الأمامى من المعى الخلفى وأنابيب ملبيجى بواسطة غشائها القاعدى . وتتكون هذه الحجرة فى ثنايا الجزء الأمامى من المعى الأوسط وتسمى بحجرة الترشيح (شكل ٣-٩ أ) . ويمر الماء من المعى الأوسط إلى الخلفى مباشرة نتيجة أختلاف الضغط الأسموزى وبالتالى حيث لاتوجد أهمية لتدفق السائل خلال فراغ المعى الأوسط . وفى بعض الأنواع يكون هذا الفراغ مسدوداً وبالتالى لايمكن تدفق السائل . وفى بعض أنواع الحشرات التابعة لفوق عائلة Fulgoroidea يكون المعى الأوسط محاطا بغلاف يحتوى بداخله على خلايا خمرية Oenocytes (شكل ٣-٩ ج) ، ويُعتقد أن خلايا هذا الغلاف تلعب دورا نشطا فى تحديد درجة تخفيف الهيمولمف . وفى هذه الحالة يلاحظ أن الجزء الأمامى من المعى الأوسط يكون مملوءاً بالهواء وغير محاط بالغلاف وهذا يسمح بابتلاع الهواء لتوسيعه أثناء الإنسلاخ دون أن يصاب الغلاف بأضرار .

فى بعض الحشرات الماصة للعصارة النباتية ينقسم المعى الأوسط إلى أربع مناطق (كما فى الحشرات التابعة متغايرات الأجنحة Heteroptera) . ويُعتقد أن الزوائد الأعورية فى المنطقة الرابعة تنزع الماء من الهيمولمف بنشاط وبذلك لايحدث تخفيف زائد له ، ويوجد بين المنطقتين الثالثة والرابعة انقباض يؤكد تدفق الماء للخلف إلى المستقيم (جودتشايلد Goodchild عام ١٩٦٣ - ب) .



جـ - فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Fulgoroidea ب - قطاع عرضى فى غرفة الترشيح أ - فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Cicadoidea

شكل (٣-٩) أ - رسم تخطيطى للقناة الهضمية فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Cicadoidea وتظهر حجرة الترشيح (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

ب قطاع عرضى فى حجرة الترشيح (عن إيمز Imms عام ١٩٥٧) .

جـ - القناة الهضمية فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Fulgoroidea (عن جود تشايلد Good child عام ١٩٦٣ - أ) .

وأخيراً ، فى بعض الحشرات التابعة لعائلة Miridae يلامس الجزء الأمامى من المعى الأوسط الغدة اللعابية المساعدة الكبيرة . وبعد تناول الطعام يُفرز سائل رائق من أجزاء الفم ويقترح البعض أن الماء يُسحب من المعى الأوسط إلى الغدد اللعابية ثم يخرج عبر الفم .

تختلف هذه المشكلة فى الحشرات الماصة للدم . فمن المعروف أن الحشرة تتناول كمية كبيرة من الدم فى الوجبة الواحدة ، وطالما أن هذه الحشرات لاتتغذى بحالة مستمرة ، وأن معظم المواد الغذائية تتواجد فى كرات الدم الحمراء بدرجة أفضل منها فى محلول السيرم ، فإن المحتوى السائل للدم يمكن أن يطرد خارج الجسم مع فقد كمية قليلة من المواد الغذائية . فمثلا فى ذبابة *Glossina* يتم نزع الماء من دم العائل الذى تتناوله الحشرة فى النصف الأمامى من المعى الأوسط ويُطرد للخارج عن طريق أنابيب ملبيجى وبالتالى يظهر بول رائق بينما لاتزال الحشرة تتناول طعامها .

٣-٣-٢ التمايز الوظيفى

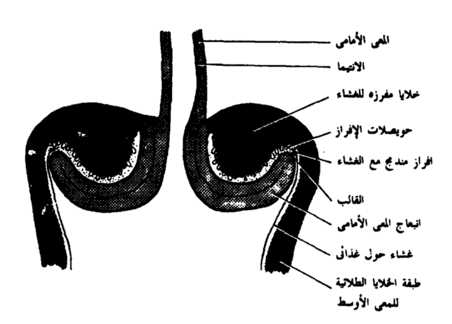
حتى ولو لم يوجد تمايز تشريحى للمعى الأوسط فإنه قد يوجد تمايز وظيفى ، فمثلا فى حشرات *Nematocera* يحدث امتصاص المواد المختلفة تقريبا فى اليرقات فى الأجزاء المختلفة للقناة الهضمية (ويجلسورث *Wigglesworth* عام ١٩٤٢) ، ونفس هذه الحالة توجد فى يرقات الذبابة السَّروء Blowfly حيث ينقسم المعى الأوسط من الناحية النسيجية إلى ثلاث مناطق ، وتنقسم المنطقة الوسطى إلى خمسة أجزاء (ووترهوس Waterhouse عام ١٩٥٧) . يحدث مثل هذا التمايز فى اليرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

يوجد نوعان من الغشاء حول الغذائى حسب طريقة تكوينهما . ففى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يكون الغشاء حول الغذائى عادة طبقة واحدة مكونة من ألياف عديدة الاتجاهات فى مادة غير متبلورة ، وتُفرز كسائل لزج عند النهاية الأمامية للمعى الأوسط . ويقوى هذا السائل خلال مرحل التَّشكل بواسطة الانبعاج الفمى وجدار المعى الأوسط وفى النهاية تتكون أنبوبة التى تُصبح غشاء . ولتكوين تشكيل ناجح يجب أن تكون خلايا الانبعاج كبيرة ومنتفخة حيث تضغط ضد جدار المعى الأوسط (شكل ٣-١٠) . ويمكن لهذه الخلايا أن تنسحب بواسطة العضلات الطولية ، وتُنسج عند قمة الانبعاج مساعد الغشاء أثناء الحركة على التطاول . ويتكون هذا الغشاء المستمر فى يرقات ذباب الاريستالس *Eristalis* (من رتبة ثنائية الأجنحة) بمعدل حوالى ٦ ملليمتر/ ساعة .

يتكون غشاء النوع الثانى بواسطة انفصال عدة طبقات من جميع سطح المعى الأوسط . ويتكون هذا النوع فى الحشرات التابعة لرتب مستقيمة وغمدية وغشائية الأجنحة والرعاشات . وبسبب طريقة التكوين ، توجد دائما عدة أغشية يرقد الواحد داخل الآخر .

فى الصرصور الأمريكى يتكون الغشاء من شبكة لويفية منتظمة بثلاثة أنظمة من اللويفات عادة وتظهر الواحدة على زاوية ٦٠° أو ٩٠° من الأخرى ، وتُكسى مع شبكة منتظمة أقل أو تستمر معها أحيانا .

تصل الثقوب فى الشبكة إلى ٠,٢ ميكرون تقريباً ويمتد خلالهم طبقة رقيقة (فيلم) غير خلوية (شكل ٣-١٢أ) (ميرسر ، داى Mercer and Day عام ١٩٥٢) . ويبلغ قطر اللويفات المكونة للشبكة حوالى ١٠٠ أنجستروم ، ويتكون كل خيط فى الشبكة من حوالى أربع لويفات .



شكل (٣-١٠) رسم تخطيطى بين اتصال المعى الأمامى والمعى الأوسط فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ويظهر منشأ الغشاء حول الغذائى والقالب الذى يتكون بواسطة انبعاج المعى الأمامى وجدار المعى الأوسط (عن ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥).

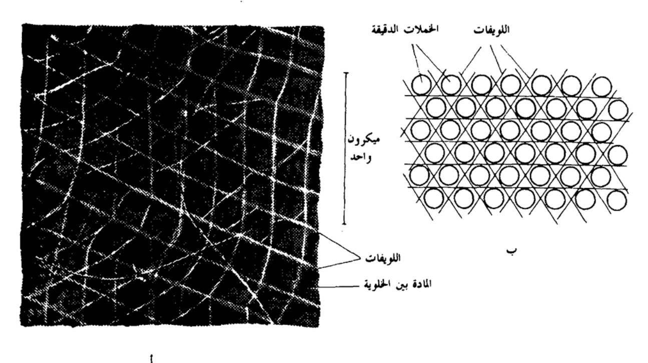
من الممكن أن تشكل خلايا الخملات الدقيقة Microvilli عارضة يرقد عليها اللويفات (شكل ٣-١٢ ب)، ومن ثم تتكون الشبكة (ميرسر، داى Mercer & Day) . قد تخرج الشبكات المنتظمة الأقل Less networks من اللويفات الراقدة لأسفل بعيداً على الخملات الدقيقة، وتتبادل افراز المادة غير المتبلورة مع افراز المادة اللويفية . يلى فترة الافراز فترة أخرى تلزم لتطور المادة وتوسيعها ولكن بدون افراز، ومن ذلك يتكون عدة أغشية . تُكون يرقات الزنابير ستة أغشية فى اليوم، بينما تكون اليرقات الجائعة من جنس *Aeschna* (رتبة الرعاشات) غشاءين فقط . فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة يحدث تكوين الأغشية بنفس الطريقة السابق ذكرها فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة، وبالتالى تكون الأغشية مزدوجة المنشأ .

وظيفة الغشاء حول الغذائى حماية الخلايا من التلف الذى يحدث من محتويات المعى الأوسط وبذلك فإنه يغيب أو يكون رهيفا فى كثير من الحشرات الماصة للدم .

عموما يعمل الغشاء كحاجز للكائنات الحية الدقيقة وبالتالى يمنع الإصابة وحدوث العدوى، وقد يعمل أيضا على تسهيل الامتصاص فى الحشرات التى تتناول غذاءها على صورة سائل . فى يرقات حشرة السّرْوء (Blowfly) يمر الغذاء عبر المعى الأوسط من خلال الغشاء حول الغذائى بمعدل حوالى ٥٠ ملليمتر/ ساعة، بينما ينتج هذا الغشاء بمعدل حوالى ٥ ملليمتر/ ساعة فقط . وبالتبعية، يبقى نسبيا السائل بين الغشاء وطبقة الخلايا الطلائية ويُمتص بسرعة كبيرة .

عند حدوث عملية الهضم، يجب أن يكون الغشاء منفذاً للانزيمات ونواتج الهضم . وفى ذبابة *Calliphora* (من رتبة ثنائية الأجنحة) يكون هذا الغشاء منفذاً بالكامل للماء والأملاح وسكر الجلوكوز والأحماض الأمينية .

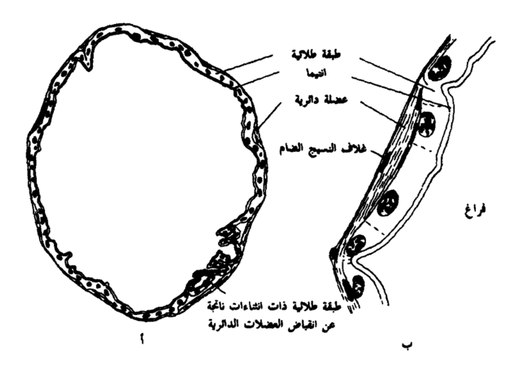
وبالرغم من أن هذا الغشاء يسمح بنفاذية الانزيمات من الجانب الخارجي للداخل فى تجويف المعى إلا أنه لايسمح بحركة السكريات المعقدة والبروتينات للخارج من تجويف المعى إلى الهيمولمف ، وبالتالى يمكن اعتبار أن هذا الغشاء مستقطبا إلى حد ما نتيجة تركيبه ولايمكن اعتباره ببساطة مجرد مرشح دقيق (جوجيكوف Zhuzhikov عام ١٩٦٤) .



شكل (٣-١١) أ جزء من الغشاء اللويفى من الغشاء حول الغذائى فى الصرصور الأمريكى .
ب - رسم تخطيطى لقطاع سطحى من خلية طلائية بالمعى الأوسط ويظهر الحملات الدقيقة (فى قطاع) لتكون عارضة للويفات الخاصة بالغشاء حول الغذائى (عن ميرسير وداى Mercer & Day عام ١٩٥٢) .

٣-٤ المعى الخلفى Hindgut

يبطن المعى الخلفى بطبقة من الجليد التى تعتبر أرق وأكثر نفاذية من مثيلتها فى المعى الأمامى طبقة الخلايا الطلائية عموما رقيقة ولكن خلاياها تكون شبه مكعبة أكثر من خلايا المعى الأمامى (شكل ٣-١٢) . أما حلمات المستقيم أو الوسائد فإن خلاياها تكون متطاولة وسيتوبلازمها رائق (شكل ٣-١٢) . ماعدا حول المستقيم يكون المعى الخلفى فقيرا فى التراكيب العضلية ، وإذا وجد النظام العضلى ، فإن العضلات الطولية توجد دائما للخارج من العضلات الدائرة . وعلى طول المستقيم تتجمع العضلات الطولية عادة فى خيوط تضاد المسافات الموجودة بين حلماته .



شكل (٣-١٢) أ - قطاع عرضى فى لفائفى حشرة Chorthippus
ب - قطاع فى اللفائفى بقوة تكبير أعلى .

٣-٤-١ منطقة البــواب

منطقة البواب هى الجزء الأول من المعى الخلفى ومنها دائما تخرج أنابيب ملبيجى . فى بعض الحشرات تُكون منطقة البواب صماما يقع بين المعى الأوسط والمعى الخلفى .

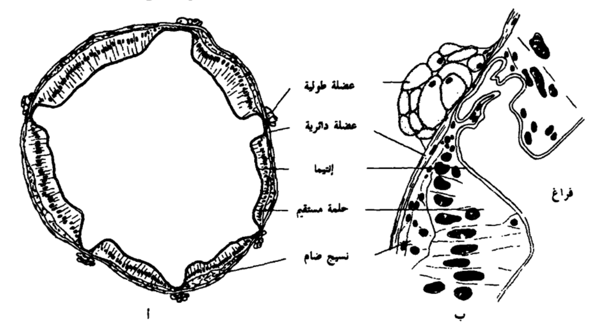
٣-٤-٢ اللفائفى

فى معظم الحشرات يظهر اللفائفى على هيئة أنبوبة غير متمايزة وتتجه للخلف إلى المستقيم ، أما فى بعض أنواع من النمل الأبيض فإن اللفائفى يظهر على هيئة كيس أو محفظة يعيش فيها الأوليات السوطية التى تقوم بهضم السليولوز ، أما فى الحشرات التابعة لفوق عائلة scarabaeoidea فإنه توجد غرفة التخمر . ففى متغايرات الأجنحة Heteroptera يرتبط اللفائفى بعملية إزالة الماء من الهيمولمف (جودتشايلد Good child عام ١٩٦٣ - ب) ، أما فى يرقات ذبابة السّروء فإن بعض الخلايا تختص بإخراج الأمونيا (ووترهاوس Water house عام ١٩٥٧) .

٣-٤-٣ المستقيم

يظهر المستقيم ككيس متضخم ذى جدار رقيق إلا فى بعض مناطقه ، وهى وسائد المستقيم ذات النسيج الطلائى المكون من خلايا عمادية . يوجد عادة ست حلمات للمستقيم وقد تمتد هذه الوسائد طوليا على امتداد المستقيم أو لاتمتد مكونة تراكيب كل منها يشبه الحلمة وتُسمَى حلمات المستقيم كما فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة .

فى الحشرات التابعة لرتبتى مستقيمة الأجنحة والرعاشات تتكون كل وسادة من طبقة واحدة من الخلايا (شكل ٣-١٢ ب) ولكن فى الحشرات التابعة لرتب شبكية وحرشفية وغشائية الأجنحة توجد طبقتان . ويوجد بهذه الوسائد كثير من القصبات الهوائية مما يدل على وجود معدل عال من الأيض فيها .



شكل (٣-١٣) أ - قطاع عرضى فى مستقيم حشرة Chorthippus
ب - قطاع فى المستقيم بقوة تكبير أعلى

للمستقيم (وخاصة وسائد المستقيم) أهمية فى إعادة إمتصاص الماء والأملاح والأحماض الأمينية من البول (رامزى Ramsay عام ١٩٥٨) . بالإضافة إلى ذلك توجد فى اليرقات التابعة لعائلة Helodidae ويرقات Anisoptera خياشيم شرجية فى المستقيم . ففى يرقات Anisoptera يتم ضخ الماء من وإلى (فى وخارج) المستقيم وبذلك يتم تجديد الماء حول الخياشيم بأستمرار ، وعن طريق الطرد القوى للماء يمكن للحشرة أن تدفع نفسها للأمام بسرعة .

٣-٥ التغذية العصبية للقناة الهضمية Innervation of the gut

يتم تغذية المعى الأمامى عصبياً من العقدة العصبية الجبهية الأمامية ومن فرع العصب الراجع والعصب المريئى والعقدة العصبية المعدية . وقد تمتد هذه الأعصاب أيضا إلى المعى الأوسط . فى الجراد الصحراوى تكون العقدة العصبية المعدية ذاتية وتمارس تأثير عظيم على حركات مقدم المعدة . يصل المعى الخلفى أعصابا من العقدة العصبية البطنية الأخيرة ، أما فى نحل العسل فإن أعصابا تمتد إلى المعى الأوسط . لاتنفذ النهايات العصبية دائماً إلى الغشاء القاعدى الخاص بالنسيج الطلائى فى القناة الهضمية وبالتالى فهى عموماً ليست أعصاب حسية ولكنها أعصاب محركة تتعلق بالتحكم فى عمل عضلات القناة الهضمية . وقد وجد أعضاء حس على بلعوم الصرصور الأمريكى .

٣-٦ مرور الطعام خلال القناة الهضمية Passage of food through the gut

يندفع الطعام للخلف من البلعوم بفعل مضخة البلعوم وبمساعدة مضخة تجويف الحلق الداخلى إذا وجدت ، وبالتالى يمر عبر القناة الهضمية بفعل الحركات الدودية . يتم تنظيم حركة الطعام من الحوصلة إلى المعى الأوسط بواسطة مقدم المعدة والصمام المرتبط به . فى الصرصور الأمريكى يتناسب معدل تفريغ الحوصلة من محتوياتها تناسبا عكسيا مع تركيز الطعام فى هذه الحوصلة حيث يمر الطعام ذو التركيز العالى للخلف إلى المعى الأوسط بسرعة بطيئة جداً . وعند وجود طعام سائل مخفف يفتح مقدم المعدة أوسع ولفترة أطول منها فى حالة وجود طعام سائل مركز . وقد أقترح بعض الباحثين أن السائل الغذائى الذى تناولته الحشرة ينبه عضو الحس الموجود على البلعوم ، وهذا عضو الحس يُغذى عصبيا من العقدة العصبية الجبهية ، ومن هذه العقدة يخرج عصب إلى العقدة العصبية المعدية ثم إلى مقدم المعدة . ومن المحتمل أن تنبيه عضو الحس المشار إليه يحدد معدل فتح مقدم المعدة (دافى ، تريهرن Davey & Treherne عام ١٩٦٣ - أ ، ب) .

فى المعى الأوسط ، يتم مرور الطعام بمساعدة الغشاء حول الغذائى والذى عند حركته للخلف فإنه يحمل الطعام المرتبط به معه . وفى بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يوجد صمام المستقيم الذى يحتوى على أشواك تساعد على جذب الغشاء حول الغذائى للخلف .

قد يدخل الطعام إلى الزوائد الأعورية أو لايدخل . ففى الجراد من جنس *Locusta* تبطن الأذرع الأمامية والخلفية للزوائد الأعورية بغشاء حول غذائى ويمكن للطعام أن يمر بداخل هذه الزوائد ، ولكن فى الجراد من جنس *Schistocerca* تكون الأذرع الأمامية مغلفة بالغشاء وبالتالى لايتمكن الطعام من الدخول فى هذه الزوائد (جودهيو Goodhue عام ١٩٦٣) .

ترتبط حركات المعى الخلفى مبدئيا بطرد المادة غير المهضومة من الطعام . فى الجراد الصحراوى يكون اللفائفى على هيئة حرف (S) وعند نقطة الانثناء تُقَلِّص العضلات محتويات المعى ، ويقع ضغط على الغشاء حول الغذائى فيتقطع ، ويغلف الجزء الخلفى المفصول من هذا الغشاء كرة البراز . وعندما تبدأ الحشرة فى التبرز فإن بطنها يتمدد فيصبح اللفائفى مستقيما بدلاً من التوائه على شكل حرف (S) ، وفى نفس الوقت يحدث انقباضات فى الجزء الخلفى من اللفائفى ثم يدفع المستقيم بقوة كرة البراز إلى الخارج عبر فتحة الشرج (جودهيو Goodhue عام ١٩٦٣) .

مما تقدم يتضح أن البراز يغلف بجزء من الغشاء حول الغذائى القديم ، ولكن هذه الحالة لاتكون عامة فى كل الحشرات ، حيث إن فى بعضها يُقطع الغشاء فى المعى الخلفى .

يختلف الوقت الذى يستغرقه الطعام فى المرور داخل القناة الهضمية . ففى الصرصور الأمريكى ، يظل الطعام فترة أطول فى القناة الهضمية إذا كانت هذه الحشرة نشطة أو إذا كانت صائمة .

ففى الحشرات الصائمة يمكن أن يظل بعض الطعام موجودا فى الحوصلة بعد شهرين من التغذية . ومن ناحية أخرى فقد وجد أن كبر كمية الوجبة الغذائية أو ارتفاع درجة الحرارة ينتج عنها مرور سريع للطعام فى القناة

المضمية . عند وجود الغذاء المناسب متاح يمتلىء المعى الأوسط بالطعام خلال ساعة واحدة ويصل هذا الطعام إلى المستقيم فى خلال ست ساعات . وتختلف الفترات النسبية اختلافاً واضحاً من حشرة إلى أخرى .

٣-٧ غـدد الـرأس Head glands

ترتبط بأجزاء الفم الغدد الفكية العليا والفكية السفلى والبلعومية والشفوية بالرغم من أنها لاتتواجد عادة كلها مجتمعة مع بعضها .

٣-٧-١ الغدد الفكية العليا

توجد فى الحشرات عديمة الأجنحة وتلك التى تتبع رتب متساوية وغمدية وغشائية الأجنحة ، وهى تراكيب تشبه الكيس وتقع فى الرأس وتفتح بالقـرب من قواعـد الفكـوك العليـا . نحلـة العسـل تكون الغدد فى الملكة أكبر منها فى الشغالة وصغيرة جداً فى الذكر . فى الملكة تُنتج هذه الغدد الفرمونات المتعلقة بالتحكم فى الطائفة بينما فى الشغالة فإنه من المحتمل أن تُنتج بعض اللعاب لصقل وتنعيم الشرنقة وقت خروج الحشرة الكاملة .

فى اليرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تكون غدد الفكوك العليا كبيرة حيث تعتبر هى الغدد الخاصة بإفراز اللعاب من الناحية الوظيفية ، أما فى الحشرات الكاملة التابعة لهذه الرتبة فتغيب هذه الغدد .

٣-٧-٢ الغدد الفكية السفلى

توجد هذه الغدد فى كثير من الحشرات عديمة الأجنحة مثل الكولمبولا وبعض اليرقات التابعة لرتبتى شبكية وغشائية الأجنحة ، وتكون عادة صغيرة وتفتح بالقرب من قواعد الفكوك السفلى وقد تتعلق بتخفيف احتكاك (تزييت) أجزاء الفم . فى بعض الحشرات التابعة لمتغايرات الأجنحة Heteroptera المفترسة ، قد تلعب هذه الغدد دوراً فى انتاج السم الذى يقتل الفريسة (ادواردز Edwards عام ١٩٦٣) .

٣-٧-٣ الغدد البلعومية

الغدد البلعومية هى تلك التى أسماها سنودجراس (Snodgrass) عام ١٩٥٦ بالغدد تحت البلعومية ، وهى توجد فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وتكون كاملة التكوين والنمو فى شغالات نحل العسل على وجه الخصوص ، أما فى الملكات فتكون أثرية ، بينما تغيب فى الذكور . توجد غدة واحدة على كل جانب من جانبى الرأس ، وتتكون كل غدة من أنبوبة طويلة ملتوية ويرتبط بهذه الأنبوبة عدد كبير من الفصوص الجامدة . تفتح هذه الغدد عند قاعدة تحت البلعوم (الزائدة اللسانية) بواسطة قنوات منفصلة عن بعضها (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٦) وتُنتج هذه الغدد طعام الحضنة الذى تتناوله اليرقات صغيرة السن والذى يلعب دوراً فى تحديد إناث الطائفة (شغالات أو ملكات) . ويُعطى هذا الطعام أيضا للملكات واضعة البيض ومن الممكن للذكور أيضا (ريباندز Ribbands عام ١٩٥٣) . بالإضافة إلى ماسبق تُنتج هذه الغدد أيضا إنزيم الانفرتاز .

تحدث تغيرات فى نمو وتطور الغدد البلعومية فى شغالة نحل العسل وهذه التغيرات مرتبطة بالتغيرات التى تحدث فى سلوك النحل . ففى الشغالة الحديثة تكون هذه الغدد نامية بدرجة قليلة ولكن بعد التغذية على حبوب اللقاح

تصبح هذه الغدد أكبر ، وعندما يصل عمر الشغالة إلى خمسة أيام تبدأ فى انتاج طعام الحضنة . فى نفس الوقت تعمل الشغالة كنحلة حاضنة تقوم بإطعام اليرقات الصغيرة . وعندما تصبح الشغالة كبيرة السن وتخرج من الخلية لجمع الرحيق وحبوب اللقاح يحدث تراجع فى حجم الغدد البلعومية وتصغر فى الحجم . وقد لوحظ أن إفراز إنزيم الانفرتاز يزداد فى البداية ثم يقل فى نفس الاتجاه بالمقارنة بإفراز طعام الحضنة (الغذاء الملكى) .

٣-٧-٤ الغدد الشفوية

توجد هذه الغدد فى معظم الحشرات وتغيب من بعض الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة . وهى غدد كبيرة ، وتمتد للخلف فى الصدر .

فى معظم الحشرات تكون الغدد الشفوية على هيئة غدد عنقودية (شكل ٣-١٤) ، ويحتوى العنقود على نوعين من الخلايا ، ولكن فى اليرقات التابعة لرتبتى ثنائية وحرشفية الأجنحة وفى البراغيث تكون هذه الغدد أنبوبية الشكل وتحتوى على نوع واحد من الخلايا

فى يرقات ثنائية الأجنحة تكون أعداد الخلايا هائلة وتحتوى على كروموسومات كما فى الدروسوفيلا . ويمكن أن يتمايز جزء من الغدة ليُكوِّن مخزن لعابى ، بينما فى متغايرات الأجنحة Heteroptera تتكون الغدة من عدد من الفصوص المنفصلة (شكل ٣-١٦) .

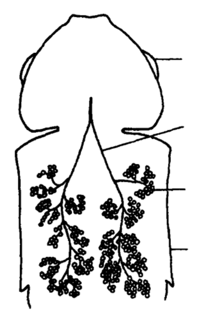
من الناحية الأمامية ، تفتح الغدد فى قناة ضيقة على كل جانب ثم تلتحم القناتان فى قناة واحدة تفتح فى التجويف اللعابى (شكل ١-٣) .

فى الحشرات التى تتناول طعامها فى صورة سائلة يتحور التجويف اللعابى إلى مضخة ، ويكون لهذا التجويف جدار سفلى صلب وآخر علوى ليِّن الذى يمكن أن يتحرك لأعلى بواسطة العضلات المُوَسِّعة وبذلك يمكن امتصاص السائل فى فراغ الفم ، وعند ارتخاء العضلات يرتد الجدار العلوى لأسفل بفضل مرونته ويطرد اللعاب للخارج (شكل ٣-١٥) . فى بعض الحشرات توجد صمامات لتضمن تدفق اللعاب إلى الأمام .

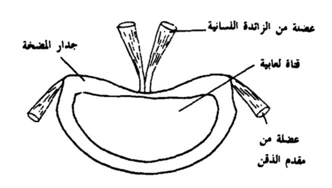
٣-٧-٥ وظائف الغدد الشفوية

فى معظم الحشرات تكون الغدد الشفوية هى الغدد اللعابية وظيفيا . ويسهل اللعاب حركة أجزاء الفم ، وينتج اللعاب بكمية أكبر إذا كان الطعام جافا ، ويحتوى على إنزيمات تبدأ فى هضم الطعام . ووجود إنزيمات معينة يعتمد على الغذاء ولكن من المعتاد وجود انزيم الأميلاز الذى يحول النشا إلى سكر وإنزيم الانفرتاز الذى يحول سكر السكروز (الثنائى) إلى جلوكوز وفركتوز .

فى بعض الأحيان يحتوى اللعاب على إنزيمى الليباز والبروتياز . ويُعتبر هذان الإنزيمان هامين فى الحشرات التى تهضم فريستها خارج القناة الهضمية . يحتوى لعاب بعض الحشرات الماصة للدم أيضا على مادة مانعة للتجلط ؛ فإذا أذيلت الغدد اللعابية من الحشرات التابعة لجنس *Glossina* فإن الدم الذى تتغذى عليه يتجلط فى أجزاء الفم . ويلاحظ أنه ليس كل الحشرات الماصة للدم تحتوى فى لعابها على مادة مانعة للتجلط .



شكل (٣-١٤) الغدد اللعابية فى جرادة
(عن البريخت Albrecht عام ١٩٥٦) .



شكل (٣- ١٥) رسم تخطيطى لقطاع عرضى فى المضخة اللعابية
(عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

فى اليرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تنتج الغدد الشفوية الحرير الذى تفرزه اليرقة التامة النمو على هيئة شرنقة تأوى إليها لتدخل فى طور العذراء . وغدد الحرير أسطوانية وتمتاز خلاياها بوجود أنوية كبيرة ومتفرعة . يتكون الحرير من بروتين جامد داخلى يسمى الفيبروين (Fibroin) الذى يغلف ببروتين جيلاتينى قابل للذوبان فى الماء يُسمَى السيرسين Sericin . فى دودة القز يفرز الفيبرينوجين فى الجزء الخلفى من الغدة بينما يفرز السيرسين فى الأجزاء الوسطى من الغدة . وفى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تتصل قنوات هذه الغدد مع قناة من غدة أخرى صغيرة تُسمى غدة ليونيت Lyonnet's gland وهذه الغدة الأخرى قد تفرز سائلا يقوم بتليين الأنبوبة التى من خلالها يمر الحرير . وأخيراً يخرج الحرير على هيئة خيط من فتحة الحرير . فى ذكر الذباب العقربى من جنس *Panorpa* توجد غدد لعابية كبيرة تقوم بإنتاج كميات كبيرة من اللعاب لتأكلها الأنثى أثناء عملية التزاوج .

تنتج الحشرات الماصة للعصارة النباتية التابعة لمتغايرات الأجنحة ومتجانسة الأجنحة نوعين من اللعاب ، أحدهما عبارة عن مادة لزجة التى تتجمد لتكون غلاف أو غمد ، أما النوع الثانى فهو عبارة عن سائل مائى . فى حشرة *Oncopeltus* (من متغايرات الأجنحة) تنتج مادة الغمد كاستجابة لمقاومة الوخز بواسطة أجزاء الفم خلال نفاذهم فى ورقة النبات . فإذا كانت ورقة النبات جافة فإن الغمد يكون قصيراً وسميكاً ، أما إذا كانت الورقة غضة فإن الغمد يكون طويلا ودقيقا . ويُفرز اللعاب الغمدى من الفصوص الجانبية والأمامية للغدد اللعابية (شكل ٣-١٦) أما المادة المؤكسدة فإنها تأتى من الغدة المساعدة (ميلز Miles عام ١٩٦٠) . ويلاحظ أن البروتين الدهنى المكون للغمد يفرز عندما ترتد وتتراجع أجزاء الفم الثاقبة الماصة مؤقتا أثناء اختراقها لورقة النبات ويتحول البروتين الدهنى إلى مادة غروية عندما يلامس الهواء (ميلز Miles عام ١٩٦٤) .

وظيفة الغمد لازالت غير واضحة ولكن الحقيقة تؤكد أنه مفتوح عند النهاية الداخلية وبالتالى لايعمل كمرشح ولكنه قد يعمل على منع فقد العصارة النباتية وفقد اللعاب المائى خلال الجرح الذى تُحدثه الحشرة فى بشرة الورقة (ميلز Miles عام ١٩٥٩) .

يفرز اللعاب المائى من الفص الخلفى للغدد اللعابية أما فى بعض الأنواع من الذباب فإنه ينتج من الغدة المساعدة . وفى حشرة *Oncopeltus* يفرز هذا النوع من اللعاب على سطح ورقة النبات قبل بداية نفاذ أجزاء الفم فيها ثم يعاد امتصاصه بواسطة البقة . وهذه العملية تنبه أعضاء الحس الخاصة بالبلع فى الحشرة ويرتبط ذلك بانتخاب المكان المناسب الذى تتناول منه الحشرة طعامها. يفرز كثير من اللعاب أثناء عملية تناول طعامها إذا ما كان هذا الطعام غير سائل ، كما أن مرور الغذاء السائل عبر أجزاء الفم إلى تجويف فم الحشرة يثبط إنتاج اللعاب . وفى حالة الغذاء الأكثر صلابة يقوم اللعاب بهضم النشا ، كما يقوم بتصفية وترويق الوسط الذى فيه تتناول البقة طعامها .

فى حشرات المن من جنس *Myzus* (والتى تتناول طعامها من اللحاء) يفرز اللعاب خلال نفاذ أجزاء الفم فى النبات ولايحدث ذلك أثناء تناول الحشرة طعامها ، بينما فى الحشرات التابعة لجنس *Aedelys* (والتى تتناول طعامها من البرنشيمة) يستمر إنتاج اللعاب . يحتوى اللعاب على إنزيم البكتينار الذى يساعد على نفاذ أجزاء الفم عن طريق تحليل الصفائح الوسطية للخلايا النباتية ، بالاضافة إلى وجود عدد من الأحماض الأمينية والأميدات .

الفصـــل الرابـــع

الهضـــم والإمتصـــاص
DIGESTION AND ABSORPTION

تختص القناة الهضمية أساساً بهضم وامتصاص الطعام ، وترتبط الأجزاء المختلفة للقناة الهضمية بهاتين الوظيفتين . فى بعض الحشرات وخاصة تلك التى تتناول طعامها على صورة سائلة قد تبدأ عملية الهضم قبل تناول الطعام عن طريق حقن أو إرجاع الإنزيمات من قناتها الهضمية إلى الخارج على الطعام . ولكن عمومًا يحدث الهضم فى معظم الحشرات فى المعى الأوسط حيث تنتج معظم الإنزيمات ، وهذه الإنزيمات تقوم بتحليل المواد المعقدة فى الطعام إلى مركبات أكثر بساطة ، ويمكن للأخيرة أن تمتص ثم يستفيد منها الجسم .

تتحلل معظم المواد النشوية إلى سكريات أحادية ولكن فى معظم الحشرات لايوجد إنزيم يحلل السليولوز الموجود عادة فى الطعام .

بعض الحشرات مثل النمل الأبيض والصراصير آكلة الخشب تأوى فى قناتها الهضمية كائنات حية دقيقة تسهل هضم السليولوز . تتحلل البروتينات إلى ببتيدات عديدة والتى يمكن أن تمتص على هذه الصورة قبل إجراء عمليات هضم لاحقة عليها . وقد تمتص الدهون على حالتها دون تغير فى تركيبها ولكن غالبًا ما تتحلل إلى أحماض دهنية وجليسرول . تنشط الإنزيمات لتؤدى وظيفتها تحت ظروف مثلى وداخل مدى محدود من رقم الحموضة ودرجة الحرارة .

يحدث الإمتصاص فى بعض الحالات كعملية عادية ولكن فى بعض الأمثلة الحشرية يحدث إنتقال حيوى لنواتج الهضم . والحركة العادية يمكن أن تحدث طالما كان التركيز فى القناة الهضمية يعادل التركيز فى الهيمولمف ، وفى بعض الحالات توجد آليات خاصة التى تؤكد حدوث ذلك . يعتبر امتصاص الماء عملية هامة جدًا وخصوصاً فى الحشرات الأرضية ويلعب المستقيم دورًا هامًا فى نزع الماء من البراز .

تختلف كفاءة استفادة الحشرة من طعامها . ومعظم الحشرات التى تتناول طعامها من نبات أخضر تهضم وتمتص جزءً قليلاً نسبيًّا من الطعام الذى تتناوله ويمر معظمه إلى الخارج بدون أى تغير كبراز .

٤-١ الهضم Digestion

توجد الانزيمات الهاضمة فى اللعاب وفى إفرازات المعى الأوسط . بالإضافة إلى ذلك يمكن تسهيل عملية الهضم بواسطة الكائنات الحية الدقيقة التى قد توجد فى القناة الهضمية .

٤-١-١ الهضم خارج القناة الهضمية

حيث أن اللعاب يحتوى على انزيمات ، فإن الهضم غالبا يبدأ قبل تناول الحشرة لطعامها . وهذه حقيقة وبالأخص فى حالة الحشرات التى تتناول طعامها على صورة سائلة حيث تحقن الإنزيمات فى العائل ، ففى الحشرات آكلة اللحوم من متغايرات الأجنحة Heteroptera وفى الحشرات التابعة لعائلة Asilidae تتحلل محتويات الفريسة تماما قبل أن تتناولها الحشرة المفترسة ، ليس واضحاً حتى الآن ما إذا كان ذلك يتم بفعل إنزيمات الغدد اللعابية أو بفعل ارجاع إنزيمات المعى الأوسط .

يحدث أيضا الهضم خارج القناة الهضمية فى اليرقات التابعة لجنس *Dytiscus* (من رتبة غمدية الأجنحة) والتى ليس لها غدد لعابية وبالتالى تتم عملية الهضم الخارجى بالتأكيد بفعل إنزيمات المعى الأوسط ، وهذه الإنزيمات تُحقن فى الفريسة من خلال الفكوك العليا التى تجهز بأنبوبة ضيقة مثقوبة ، وعندما يتم هضم محتويات الفريسة خلال فترة زمنية قصيرة ، تُسحب هذه المحتويات إلى داخل جسم الحشرة . وتتناول يرقات الحشرات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة وتلك التى تتبع عائلة Lampyridae طعامها بنفس الطريقة السابقة .

توجد الإنزيمات الهاضمة للبروتينات ضمن المواد الإخراجية فى يرقات حشرة السّروء Blowfly وبالتالى فإن اللحم الذى تعيش اليرقة بداخله يتحلل ويصبح على هيئة سائل جزئيا قبل أن تتناوله اليرقة . ومن الأمثلة الأخرى على الهضم خارج القناة الهضمية مايحدث فى دودة القز حيث تفرز الفراشة عند خروجها من الشرنقة أنزيم البروتياز الذى يحلل مادة سيرسين الحرير وبالتالى يسهل خروج الفراشة من الشرنقة خلال الثقب الذى أحدثته فيها .

٤-١-٢ الهضم الداخلى

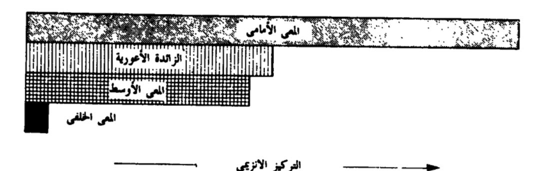
تحدث معظم عمليات الهضم فى المعى الأوسط والذى فيه تفرز الانزيمات . ونظراً لقدرة الحشرة على إرجاع عصارة المعى الأوسط ، فإن بعض عمليات الهضم يمكن أن تتم فى الحوصلة . فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة يحدث هضم كمية كبيرة من الطعام فى الحوصلة وهذا يعكس انتشار الإنزيمات ، ففى الجراد الصحراوى يحدث النشاط الهائل لإنزيم ألفا جلو كوسيداز فى فراغ المعى (شكل ٤-١) بالرغم من وجود معظم النشاط فى أنسجة المعى الأوسط ، وفى الأنسجة الطلائية للزوائد الأعورية (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

يحدث بعض النشاط لإنزيم ألفا جلوكوسيداز فى الطبقة الطلائية للمعى الأمامى ، ولكن هذا النشاط يكون داخل الخلايا ومن المحتمل الا يفرز هذا الإنزيم فى تجويف المعى الأمامى بل يظل محصوراً داخل الخلايا .

يحدث قليل من الهضم فى المعى الخلفى ، ماعدا هضم السليولوز فى قليل من الحشرات والتى فيها توجد كائنات حية دقيقة تقوم بعملية هضم السليولوز وليس لإنزيمات الحشرة دور فى هذا الهضم .

تكيف الانزيمات الموجودة فى المعى الأوسط مع الطعام الذى تتناوله الحشرة (جدول ١) .

فإذا تناولت حشرة مثل يرقات السَّرْوء Blowfly طعاما يحتوى أساسًا على البروتين فإن مجموعة إنزيمات البروتياز الهاضمة للبروتينات تعتبر هامة ، بينما فى الحشرة الكاملة من رتبة حرشفية الأجنحة التى تتناول الرحيق كطعام لها فإن مجموعة انزيمات البروتياز تكون غائبة . وفى المن الذى يتغذى على عصارة لحاء النباتات التى لاتحتوى على بروتينات ولاعلى سكريات عديدة وبالتالى لايوجد فى المعى الأوسط للحشرة إنزيما الأميلاز والبروتيناز ولكن يوجد إنزيم الأنفرتاز (أوكلار Auclair عام ١٩٦٣) .



شكل (٤-١) التركيزات النسبية لإنزيم ألفا – جليكوسيداز فى الأجزاء المختلفة من القناة الهضمية للجراد الصحراوى التابع لجنس *Schistocerca* (عن إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

جدول ١

إنزيمات المعى الأوسط التى تفرزها الحشرات التى تأكل أطعمة مختلفة (العلامة + توضح وجود الإنزيم) (هذه النتائج عن ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

جنس الحشرة أو الرتبة	الطور	نوع الطعام	الإنزيم				
			بروتياز	ليباز	أميلاز	إنفرتاز	مالتاز
الصرصور		طعام مختلط	+	+	+	+	+
Carausius		أجزاء نبات	+	+	+	+	+
حرشفية الأجنحة	اليرقة	أجزاء نبات	+	+	+	+	+
حرشفية الأجنحة	الحشرة الكاملة	رحيق	–	–	–	+	–
حرشفية الأجنحة	الحشرة الكاملة	لاتأكل	–	–	–	–	–
Lucilia	اليرقة	لحم	+	+	–	–	–
Calliphora	الحشرة الكاملة	سكريات	ضعيف	–	+	+	+
Glossina		دم	+	؟	ضعيف	–	–

قد تنتج الكائنات الحية الدقيقة انزيمات يمكن أن تستفيد منها الحشرة بطريقة مباشرة أو غير مباشرة ، ويحدث ذلك فى هضم السليولوز والشمع ، ففى النحل المعقم من البكتريا يلاحظ أن الحشرة تفرز إنزيمات الانفرتاز والبروتياز والليباز فقط أما باق الإنزيمات الهاضمة للمواد النشوية والموجودة فى القناة الهضمية للنحل العادى فإنها تُنتج بواسطة البكتريا .

٤-٢ الإمتصــــاص Absorption

تُمتص نواتج الهضم فى المعى الأوسط ، وقد تحدث فى نطاق ضيق فى المعى الخلفى حيث يعاد إمتصاص بعض المركبات من البول ، ولاتوجد حتى الآن أى أدلة تشير إلى وجود أى امتصاص فى المعى الأمامى . والخلايا التى تقوم بعملية الامتصاص هى نفسها التى تقوم بانتاج الانزيمات باشكالها المختلفة من حيث دورة نشاطها . وينطبق ذلك على بعض الحالات على الأقل . ومن المعروف أن امتصاص جميع المواد يتم على صورة سائلة حيث لاتحدث عملية البلعمة (امتصاص حبيبات الغذاء الجافة) .

الامتصاص يكون إما عملية عادية أو عملية حيوية ، ويعتمد الامتصاص العادى أساساً على التركيزات النسبية للمادة فى القناة الهضمية وخارجها حيث يحدث الانتشار من التركيز الأعلى إلى التركيز الأقل . بالإضافة إلى ذلك فإنه فى حالة المحاليل الإلكتروليتية نجد أن الميل إلى المحافظة على التوازن الكهربائى داخل وخارج القناة الهضمية يتفاعل مع الميل إلى انتشار المادة المركزة . تتضمن الحركة العادية للماء حدوث حركة من السائل ذى الضغط الأسموزى المنخفض إلى السائل ذى الضغطى الأسموزى العالى . ويعتمد الامتصاص الحيوى على بعض العمليات الأيضية اللازمة لحركة المادة ضد تركيزها (أى من الأقل تركيزا إلى الأعلى تركيزاً وهذا عكس الامتصاص العادى) أو ضد الجهد الكهربائى للمادة .

٤-٣ كفــاءة الإستفـــادة من الطعــــام Efficiency of food utilisation

تختلف الكفاءة التى بها تستفيد الحشرة من الطعام باختلاف الحشرات . فى كثير من الحشرات التى تتناول طعاماً سائلًا يوجد قليل من المخلفات الصلبة أو لايوجد بالمرة حيث قد تكون القناة الهضمية مسدودة كما فى اليرقات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة ، وهنا يجب أن تكون الاستفادة فى هذه الحشرات عالية جداً . ومن ناحية أخرى تكون الاستفادة فى المن عموماً ضعيفة خيث أن التدفق المستمر للعصارة النباتية فى القناة الهضمية للحشرة يتبعه عبور معظم هذه العصارة للخارج من فتحة الشرج على هيئة ندوة عسلية . ويتم نزع حوالى ٥٠ - ٦٠٪ من نتروجين الطعام المتناول بالعصارة النباتية . هذا وبالرغم من إن الأستفادة من السكريات تكون منخفضة عادة فإنه يحدث بعض عمليات التحليل للسكريات التى تؤدى إلى تكوين السكريات الأحادية (ذات ست ذرات كربون فى الجزىء) والسكريات ذات الجزيئات القليلة وكلها سكريات تظهر فى الندوة العسلية (أوكلار Auclair عام ١٩٦٣) .

فى الحشرات التى تأكل النباتات الغضة تكون الاستفادة عموما من الطعام قليلة ، حيث تستفيد حوريات العمر الخامس من الجراد الصحراوى من حوالى ٣٥٪ فقط من الوزن الجاف للطعام الذى تناولته ولكن حوريات العمر الأول تستفيد من ٧٨٪ من هذا الطعام (دافى Davey عام ١٩٥٤) . وينطبق ذلك ويتحقق فى حالة وجود وفرة من الطعام . وإذا جُوّعت الحشرة فإن الطعام يظل موجوداً فى القناة الهضمية لفترات طويلة ، ومن المحتمل أن ترتفع كفاءة الاستفادة منه .

تستفيد اليرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة من ٢٥ - ٤٠٪ من الوزن الجاف للطعام الذى تناولته ، أما الاستفادة من المواد المختلفة المكونة لهذا الطعام فإنها قد تختلف من حشرة إلى أخرى ، حيث تستفيد يرقات أبى دقيق الكرنب *Pieris brassicae* (من رتبة حرشفية الأجنحة) من الدهون أكثر من استفادة يرقات *Aglais urticae* (من نفس الرتبة) (إيفانز Evans ١٩٣٩) .

وقد اعتبرت بعض الدراسات الحديثة إن الاستفادة من الطاقة تعتبر المقياس الأكثر دقة للاستفادة الاختيارية من الاستفادة الكلية للطعام . فيرقات حشرة *Hyphantria* (من رتبة حرشفية الأجنحة) تستفيد من حوالى ٢٣٪ من الطعام الذى تتناوله ولكنها تُمثّل حوالى ٢٩٪ من القيمة الحرارية للطعام الذى تناوله (جيرى Gere عام ١٩٥٦) ، وتمثل النطاطات التابعة لجنس *Crchelimum* حوالى ٢٧٪ من القيمة الحرارية للطعام (سمولى Smalley عام ١٩٦٠).

بالرغم من أن المستويات العالية للأستفادة تُعَبِّر عن الكفاءة من وجهة نظر التغذية فإن ذلك يتكافأ ويتوازن بواسطة عدة اعتبارات أخرى ، وقد تَحَصَّل داد (Dadd) عام ١٩٦٠ - على معدلات نمو أسرع ونسبة حياة أعلى للجراد من جنسى *Schistocerca* ، *Locusta* عند إضافة كميات كبيرة من السليولوز فى البيئة الصناعية وتنخفض الاستفادة إلى ٤٢ - ٥٠٪ بالمقارنة بنسب الأستفادة فى الحالة العادية (٧٠ - ٨٠٪) ومن ذلك يمكن الاستدلال على أن العوامل الآلية والقيمة الغذائية للطعام لهما أهمية فى هذا الموضوع .

الفصـــل الخـــامس

التغـــذية

NUTRITION

يجب أن يحقق الطعام الذى تناولته الحشرة وهضمته الاحتياجات الغذائية لها واللازمة لنموها وتطورها بحالة طبيعية . وهذه الاحتياجات معقدة . وبالرغم من ضرورة وجود معظم المواد الغذائية فى الطعام فإن بعض هذه المواد يمكن أن تحصل عليها الحشرة من مصادر أخرى . فبعضها قد يتراكم داخل الحشرة ويختفظ به من أطوار الحشرة الحديثة وبعضها يتم تخليقه فى الحشرة من مكونات غذائية مختلفة أخرى بينما قد تزوّد بعض الكائنات الحية الدقيقة الحشرة ببعضها . وتعتبر بعض هذه المواد وبالأخص الأحماض الأمينية والفيتامينات ضرورية لحدوث أى نمو وتطور فى الحشرة كما وأن بعض المواد الأخرى تكون غير ضرورية ولكنها لازمة لحدوث نمو وتطور أمثل للحشرة .

تعتبر المواد النشوية المصدر الأساسى للطاقة وبرغم ذلك فهى ليست ضرورية دائما . وتعتبر لازمة عادة للنمو العادى . ويوجد حوالى عشرة أحماض أمينية تعتبر ضرورية للأنسجة وإنتاج الإنزيمات فى الحشرة . وعادة تعتبر الدهون ضرورية بكميات بسيطة فقط . ويعتبر الطعام المصدر الأساسى للإسترولات اللازمة لجميع الحشرات حيث لاتقدر على تخليقها .

وتعتبر الفيتامينات المختلفة ضرورية فى الطعام الذى يعتبر المصدر الهام للأملاح غير العضوية أيضا .

فى حالة غياب بعض الاحتياجات أو فى حالة عدم وجود توازن بينها فى الطعام فإن النمو قد يتوقف أو يكون ضعيفا ، كما قد تفشل عملية الانسلاخ .

يتأثر التلوين فى الحشرة أيضا ببعض عناصر الغذاء . أما فى الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة فإن تحديد أفراد المستعمرة يرتبط بالتغيرات الغذائية . ويعتبر المصدر الكافى من البروتين ضروريا فى انتاج البيض .

أثناء تناول الحشرة طعامها وأثناء النشاطات الأخرى للحشرة قد تحدث الإصابة ببعض الكائنات الحية الدقيقة ، ولكن فى بعض أنواع الحشرات توجد الكائنات الحية الدقيقة دائما فى الحشرة . ويعتبر وجودها ضرورى لنمو الحشرة بصورة طبيعية . وفى بعض الأحيان تسكن هذه الكائنات الحية الدقيقة فى خلايا خاصة وتنتقل من جيل لآخر ، وتوجد الكائنات الحية الدقيقة عادة فى الحشرات ذات الطعام المحدود الذى ينقصه بعض المركبات الغذائية الضرورية وبالتالى قد تمد هذه الكائنات الحشرة بهذه المركبات .

٥-١ الاحتيـــاجات الغــذائية Nutritional requirements

من المتوقع أن تتساوى الإحتياجات الغذائية الأساسية لجميع الحشرات حيث تتشابه عمليات الأيض الأساسية فيها ، ولكن يوجد اختلافات فى الإحتياجات الغذائية لأنواع الحشرات المختلفة ، وقد تزداد هذه الاختلافات نتيجة الإختلافات الحقيقة فى الأيض بينها ، أو نتيجة وجود مخزون غذائى كاف متراكم بداخلها من الأطوار السابقة أو نتيجة قابلية الحشرة أو الكائنات الحية الدقيقة المرتبطة بها على تخليق بعض المركبات الغذائية .

٥-١-١ التخــزين

أحيانا لاتحتاج الحشرة إلى مادة غذائية ضرورية فى الطعام لوجود مخزون كاف فيها متراكم داخل الجسم خلال فترة تناول الطعام السابقة والمبكرة . ويوجد نوعان هامان من المواد الغذائية المخزونة ، المح فى البيضة والجسم الدهنى فى اليرقة والحشرة الكاملة . ونظراً لصغر حجم البيض النسبى ؛ لايتمكن البيض من تخزين العناصر الغذائية الأكثر مثل الجلوكوز فى حالة وجود فائض عن احتياجات الجنين ولكن العناصر الغذائية الأقل مثل الفيتامينات قد توجد بكمية كافية لتلائم إحتياجات اليرقة المتطورة (جوردون Gordon عام ١٩٥٩) . ولا تخزن جميع العناصر الغذائية الأقل فى البيضة حيث وجد حمض اللينوليك Lionleic فى بيض الصرصور الألمانى بينما لايوجد الثيامين .

وحيث أن هذه المخازن تستهلك ، فإن الحشرة تحتاج إلى تزويد مستمر بالعناصر الغذائية عن طريق الطعام الذى تتناوله . هذا وقد وجد أن بيض الصرصور الألمانى يحتوى على كمية كافية من إينوسيتول تكفى لنمو الحشرة إلى طور الحورية الثالث ، بينما فى بيض الجراد الصحراوى توجد كمية من بيتا كاروتين تكفى للنمو الطبيعى خلال طور الحورية كله ، ولكن إذا كان البيض موضوعا بواسطة إناث تعانى من نقص الكاروتين فإنه لن يوجد كاروتين مخزون فى البيض وتصبح مادة ضرورية فى طعام الحوريات يجب أن تتوافر لحدوث النمو الطبيعى (داد Dadd عام ١٩٦١ - ج) .

تخزن أكبر كمية من المواد الغذائية فى الأجسام الدهنية لليرقات والحشرات الكاملة ، ويحدث ذلك مثلًا فى حالة الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة التى لاتتناول طعاما فى طور الحشرة الكاملة . تتراكم كميات كافية من المخزون الغذائى فى اليرقة حتى تزود العمليات الأيضية فى الحشرة الكاملة . وإذا تناول الجراد الحشائش فى غذائه خلال العمرين الأول والثانى للحورية فإنه يقدر على إكمال نموه إلى العمر الأخير للحورية بدون وجود للمواد النشوية فى الطعام وذلك لأن الجراد يمكنه تراكم كميات كافية من المواد النشوية فى الجسم الدهنى (داد Dadd عام ١٩٦٣) . يمكن أن تُخزن العناصر الغذائية الأقل ، ففى يرقات *Anthonomus* (من رتبة غمدية الأجنحة) يتم تخزين كميات كافية من الكولين وإينوسيتول لتسمح بتطور البيض حتى فى حالة غيابها فى طعام الحشرات الكاملة .

وفى بعض الحالات يمكن الحصول على المواد الغذائية من تحلل الأنسجة وبالتالى فإن المواد الغذائية اللازمة لتطور بيض البعوض الذى يتوالد بكريا واللازمة لتطور صغار المن تشتق من التحلل الذاتى للعضلات الجناحية .

٥-١-٢ التخليق بواسطة الحشرة

تختلف قدرة الحشرات على تخليق المواد الغذائية . فبعض المواد مثل الأحماض النووية يتم تخليقها فى جميع الحشرات ، وهذا التخليق قد يكون كافياً للنمو . ولكن يتحسن النمو فى حشرة الدوروسوفيلا إذا وُجد حمض الريبونيوكليك فى الطعام . فى بعض الأحيان يتم تصنيع الفيتامينات أيضاً داخل جسم الحشرة ، كما يمكن للسواد الأعظم من الحشرات أن تُخلّق الكولين وحمض الأسكوربيك ، وتُصنّع حشرة *Tenebrio* حمض اللينوليك بداخلها ولكن تحتاجه بكمية محسوسة فى طعامها . وتقدر الحشرات نوعا على تخليق البيريدوكسين ، بينما يمكن لثاقبات القصب الصغرى *Chilo* من رتبة حرشفية الأجنحة أن تُخلّق كثير من الأحماض الأمينية غير الضرورية بجسمها .

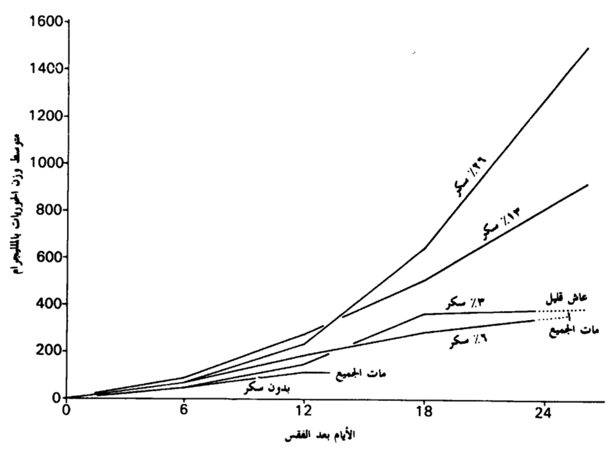
٥-٢ تأثير نقص الطعام The effects of dietary deficiencies

النقص الغذائى الناتج عن وجود كميات غير كافية من المواد الغذائية فى الطعام يبدو فى عدة اتجاهات (انظر هوس House عام ١٩٦٣) ، فقد يُضعِف النمو أو الانسلاخ أو قد يؤثر على شكل الجسم أو قد يكون له تأثيرات ضارة وغير مرغوب فيها على التناسل .

٥-٢-١ التغذية والنمو

تعتبر بعض المواد الغذائية ضرورية لحدوث نمو ، فمثلا تحتاج جميع الحشرات إلى استرول فى طعامها وعند غياب الاسترول المناسب تموت الحشرة (داد Dadd عام ١٩٦٠ – ب) . وينطبق ذلك أيضًا على الأحماض الأمينية والفيتامينات ، أما غياب باق [illegible] الغذائية فإنه يقود إلى ضعف النمو ولو أنه يحدث فعلا فى غيابها . فمثلا يمكن ليرقات الدروسوفيلا أن تعـ[illegible] حمض الريبونيوكليك فى طعامها ولكن يكون النمو أسرع فى حالة وجود هذا الحامض (سانج Sang عا[illegible] . وبالمثل فى الجراد الصحراوى يحدث إسراع للنمو فى وجود فتامينات كارنيتين وحمض ليبويك و[illegible] فيتامين ب١٢ بالرغم من أنها جميعاً لا تعتبر ضرورية (داد Dadd عام ١٩٦٣) .

تعتبر كميات المواد الغذا[illegible] فى الطعام هامة ويجب أن تصل هذه الكميات إلى قيم الحدود الدنيا لها على الأقل إذا أريد الحصول على [illegible] الدين . فمثلا يحتاج الجراد الصحراوى إلى ٢٠٪ سكر فى الطعام على الأقل للحصول على نمو جيد (شـ[illegible] داد Dadd عام ١٩٦٠ – ج) بينما يصل الحد الأدنى لاحتياج الحشرة من الكولسترول إلى حوالى منـ[illegible] لكل جرام من الطعام (داد Dadd عام ١٩٦٠ – ب) ، أما بالنسبة لمجموعة فيتامينات ب فإن ا[illegible] منها يتراوح ما بين ٢,٥ إلى ١٠٠٠ ميكروجرام لكل جرام من الطعام (جدول ٢ ، داد Dadd عام [illegible]) . تزيد قدرة الحشرة على تحمل وجود زيادة من المواد الغذائية فى الطعام مثل الفيتامينات والأملاح غير العضوية وهنا لايحدث تثبيط لنمو الجراد الصحراوى اذا زادت تركيزات هذه المواد إلى حوالى عشرة أضعاف الحد الأدنى لها فى الطعام (داد Dadd عام ١٩٦١ – أ ، ب) . ولكن هذه الحالة لاتنطبق دائما على جميع المواد الغذائية . فمثلا وجد أن المستوى الأمثل للكازين وباقى المواد الغذائية من طعام الدروسوفيلا



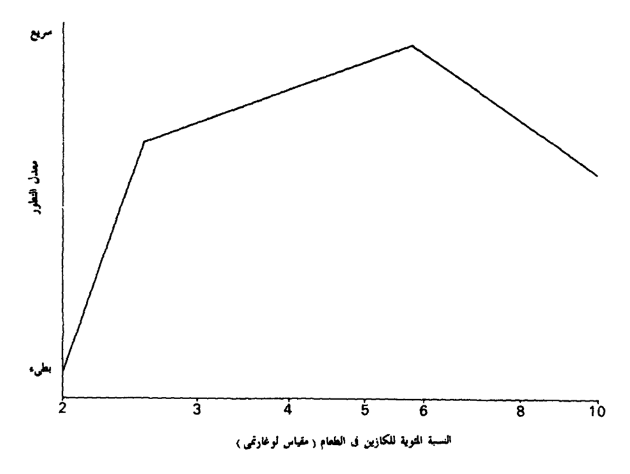
شكل (٥-١) تأثير التركيزات المختلفة من السكروز على نمو الجراد الصحراوى من جنس *Schistocerca* (عن داد **Dadd** عام ١٩٦٠ - ب) .

يؤدى إلى نمو طبيعى للحشرة وأن ارتفاع أو انخفاض هذا المستوى يقلل معدل النمو وتطور الحشرة (شكل ٥ - ٢ ، سانج Sang عام ١٩٥٩) ، كما يصبح النمو بطيئا فى حشرة *Tribolium* عند وجود تركيز عال من البيوتين فى الطعام .

تعتبر نسب المواد الغذائية لبعضها فى الطعام هامة أيضا . فمثلًا تركيز حمض الريبونيوكليك اللازم لحدوث نمو وتطور أمثل فى حشرة الدروسوفيلا يتضاعف فى حالة غياب حمض الفوليك . كما أن زيادة تركيز الكازين فى الطعام من ٤٪ إلى ٧٪ يلزمه مضاعفة تركيزات حمض النيكوتنيك وحمض البانتوثنيك والبيوتين وحمض الفوليك للحصول على نمو أمثل . هذا التضاعف فى تركيزات الفيتامينات يعكس النشاط العظيم للنظام الأنزيمى فى حالة وجود تركيزات عالية من البروتين .

قد تتغير الاحتياجات الغذائية فى الأطوار المختلفة للحشرة . فمثلًا يحتاج الجراد الصحراوى إلى مواد نشوية أكثر فى الأعمار المتقدمة من طور الحورية عنها فى الأعمار المبكرة . وفى دودة الذرة الأوربية (من رتبة حرشفية الأجنحة) يمكن لليرقة أن تنمو خلال الثلاثة أعمار الأولى بدون مواد نشوية ، وفى هذه الحالة فإن إحتياجاتها الغذائية الزائدة من هذه المواد فى الأعمار الأخيرة ترتبط بتراكم المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى . ويمكن للصرصور الألمانى أن ينمو إلى العمر الثالث للحورية بدون الإينوسيتول كما يمكن للجراد الصحراوى الحديث السن أن يعيش

بدون حمض الأسكوربيك ولكن هذه المواد تحتاجها الحشرات فى الأعمار المتقدمة . وفى جميع الأمثلة السابقة يلاحظ أن المواد الغذائية التى تكفى الأعمار الأولى تكون مخزونة فى البيضة ، فإذا ما نفد المخزون من هذه المواد ، وجب تواجد هذه المواد فى الطعام وهذا مايظهر فى الأعمار المتقدمة .



شكل (٥-٢) تأثير التركيزات المختلفة من الكازين على معدل تطور يرقات الدروسوفيلا (عن سانج Sang عام ١٩٥٩) .

الفصـــل الســـادس

الجســـم الــدهـــنى وعمليـــات الأيـــض

THE FAT BODY AND GENERAL METABOLISM

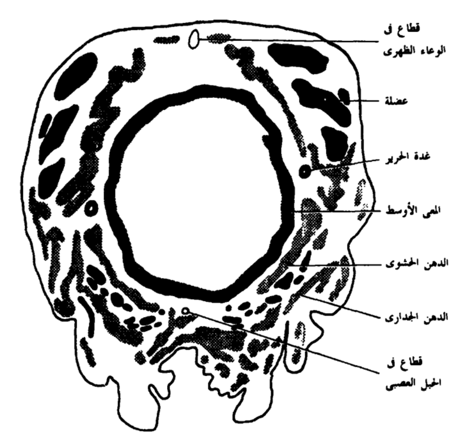
يتكون الجسم الدهنى فى الحشرات من خلايا تشابه خلايا الدم ، وتتجمع الخلايا لتكون نسيج غير منتظم ومنتشر فى الجسم . ويقوم الجسم الدهنى بتخزين المواد الغذائية داخل الجسم كما يقوم فى بعض الحشرات بتخزين المواد الإخراجية . فى حشرات قليلة جدا يتحور الجسم الدهنى ليصبح كعضو منتج للضوء . وللجسم الدهنى أهمية عظمى كمركز يحدث به كثير من العمليات الأيضية .

يتضمن الأيض ، فوق كل شيء ، الاستفادة من المواد الغذائية التى امتصت من القناة الهضمية . وتمثيل هذه المواد إما إلى مواد جسمية أو أكسدتها لإنتاج الطاقة . وتعتبر المواد النشوية هى المصدر العام للطاقة فى الحشرات ولكن فى بعض الأنواع يمكن الاستفادة من الدهون فى إنتاج الطاقة أثناء الطيران . تتأكسد المادة النشوية فى سلسلة من الخطوات الصغيرة وبالتالى فإن الطاقة التى تتحرر يمكن الاحتفاظ بها فى روابط فوسفاتية عالية الطاقة . بهذا الشكل تصبح الطاقة متاحة داخل الحشرة لكى تقود عمليات الأيض الأخرى وبالذات عمليات إنتاج وتخليق المركبات وكمصدر للطاقة فى العضلات .

يخزن الغذاء فى الحشرات على هيئة أشكال خاصة من الدهون والمواد النشوية ويتم تخليق هذه المواد من الغذاء الذى تناولته الحشرة بعد هضمه وامتصاصه ويمكن الاستفادة منه إما فى إنتاج الطاقة أو فى إنتاج أنسجة جديدة . وكذلك البروتينات تخلق بمواصفات خاصة فى الحشرة من الأحماض الأمينية المشتقة من الطعام المهضوم والممتص .

٦-١ الجســـم الــدهـــنى Fat body

يتكون الجسم الدهنى فى الحشرة من كتل مفككه أو مدمجة من خلايا ترتبط بغلاف غشائى معلق بحرية فى تجويف الهيموليمف ولذلك فإنه يُغمر فى الهيموليمف . ترتب الخلايا فى خطوط أو صفوف غير منتظمة ، والترتيب هنا يكون ثابتا نسبياً بالنسبة للنوع الواحد من الحشرات . وغالبًا ماتوجد طبقة جدارية من الدهن تقع تحت جدار الجسم مباشرة ، كما توجد طبقة حشوية تغلف القناة الهضمية (شكل ٦-١) .



شكل (٦-١) قطاع عرضى ف يرقة أبى دقيق من جنس *Pieris* موضحا به إنتشار الدهن .

٦-١-١ الخــلايا المغــذية

يتكون الجزء الأكبر من الجسم الدهنى من خلايا تُسمَّى الخلايا المغذية ، ففي اليرقة الصغيرة ، تحتوى هذه الخلايا على محتويات قليلة وأنوية مستديرة ولكن بمرور الوقت تظهر فجوات داخل هذه الخلايا وتمتلىء بمواد غذائية مخزنة كالجليكوجين أو الدهن أو البروتين . وتصبح النواة منضغطة أو كثيفة أو مستطيلة أو ذات شكل نجمى ، وقد لاتظهر الحدود بين الخلايا بالرغم من أنها تصبح مرئية مرة أخرى عندما تنفذ هذه المحتويات الغذائية من الخلايا . وفى وقت حدوث التطور فى الحشرات كاملة التطور تظهر فى الخلايا المغذية حبيبات من مواد تشبه الألبيومين وتعتبر هذه الحبيبات كمنتجات لتخليق البروتين أو البروتين الدهنى ولكن نير وجورج (Nair & George) عام ١٩٦٤ يعتبران هذه الحبيبات من المكونات الخلوية الناتجة عن تخليق الدهن .

تشبه الخلايا المغذية بعض خلايا الدم وقد توجد علاقة وثيقة بينهما . وهناك اعتقاد سائد أن خلايا الدم تدخل وتضاف إلى مكونات الجسم الدهنى . ففى الحشرات المائية التابعة لمتغايرات الأجنحة يزداد حجم الجسم الدهنى خلال فترة الحياة باحتوائه على خلايا الدم الدهنية الحرة Adipohaemocytes . أما فى حشرة *Aleyrodes* فإن خلايا الجسم الدهنى تسبح بحرية فى الهيمولمف وبذلك لايوجد تحديد واضح بين خلايا الجسم الدهنى وخلايا الدم .

فى الخلايا المغذية يحدث تراكم لنغذاء المخزون وعادة يشكل الدهن معظم المخزون الغذائى ، ويخزن الدهن على أشكال مختلفة تعتمد على نوع الغذاء الذى تناولته الحشرة وعلى درجة حرارة التخليق . وتوجد عادة المادة النشوية فى الجسم الدهنى على هيئة نشا حيوانى (جليكوجين) وقد يوجد أيضًا البروتين . وعادة لايخزن البروتين بكمية محسوسة فى الحشرات الكاملة ولكنه يوجد فى الخلايا المغذية لشغالات نحل العسل أثناء الشتاء حيث تستخدمه فى إنتاج الإفرازات اللعابية التى تتغذى عليها اليرقات فى الربيع التالى .

يزداد المخزون الغذائى عادة خلال فترة حياة اليرقة وخاصة فى الحشرات كاملة التطور ، فقد وجد أن اليرقة التامة النمو لنحلة العسل تحتوى على جسم دهنى يشكل ٣٣٪ من الوزن الجاف للجسم .

يلعب الغذاء المخزون دوراً هاماً وحيوياً فى الحشرة أثناء فترات عدم تناولها للطعام سواء أكانت فترات طويلة أو قصيرة . وأثناء الطيران الطويل يعتبر المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى المصدر الرئيسى للطاقة وهناك حقيقة عامة مفادها أن الحشرة تقدر على القيام بالطيران عندما يكتمل المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى . كما تستطيع الحشرات الكامنة أو الساكنة أن تعيش بفضل هذا المخزون الغذائى الذى يتركز ويتراكم بكمية كبيرة قبل دخول الحشرة فى دور السكون . فمثلا تقوم بعوضة الكيولكس ببناء مخزون غذائى كبير فى الخريف وبالتالى فإنه مع بداية الشتاء يشكل الجسم الدهنى حوالى ٣٠٪ من وزن الجسم الرطب . ومع نهاية الشتاء ينفذ المخزون بدرجة كبيرة من الجسم الدهنى حتى أن هذا الجسم الدهنى يشكل حوالى ٦٪ فقط من الوزن الرطب لجسم البعوضة .

يستخدم المخزون الغذائى فى يرقات الحشرات كاملة التطور أثناء عملية تطور الحشرة عندما تقوم الحشرات الكاملة ببناء أنسجة جديدة . ويختلف مصير الجسم الدهنى فى هذه الفترة . وعمومًا تكون خلايا الجسم الدهنى حية ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تتحلل هذه الخلايا غالبا . ويعاد بناء الجسم الدهنى بعد ذلك فى الحشرة الكاملة من الخلايا القليلة المتبقية من اليرقة أو من النسيج الجنينى . ويعتمد انتاج البيض أيضا على المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى وبالذات فى الحشرات التى لاتتناول طعاما فى طور الحشرة الكاملة وهنا يكون الجسم الدهنى أكثر وضوحًا وينمو فى الأنثى عنها فى الذكر .

٦-١-٢ خـــلايا اليـــورات

تنتشر خلايا اليورات بين الخلايا المغذية فى الجسم الدهنى لكثير من الحشرات مثل الكولمبولا والصرصور الشرقى وبعض اليرقات ، وفى هذه الخلايا يتراكم حمض اليوريك . ويلاحظ أنه فى هذه الحشرات تغيب أنابيب ملبيجى أو أنها توجد ولكن لاتقوم بإخراج حمض اليوريك وهنا تعتبر عملية تراكم هذا الحمض فى خلايا اليورات صورة من صور الإخراج يُطلق عليها الإخراج التخزينى .

فى بعض الحشرات الأخرى مثل يرقات حرشفية الأجنحة والتى فيها تؤدى أنابيب ملبيجى وظيفتها الإخراجية على الوجه الأمثل يلاحظ وجود تراكمات لحمض اليوريك فى بعض الخلايا المغذية أثناء الأعمار اليرقية المختلفة ، ثم تمر إلى أنابيب ملبيجى عند دخولها فى طور العذراء . ومن المحتمل أن تكون هذه التراكمات هى المنتجات النهائية للعمليات الأيضية فى الخلايا الفردية ولاتوجد أدلة تشير إلى أن هذه الخلايا تعتبر مخازن يحدث بها تراكم للمنتجات الآتية من أجزاء أخرى فى الجسم .

من الممكن أن يخزن حمض اليوريك فى خلايا اليورات كحفظ للنتروجين الذى يستعمل فى انتاج أعضاء جديدة أو أنه بعد اختزال حمض اليوريك إلى هيبواكسانثين يصبح متاحا للإمداد بمركبات البيورينات مثل الأدنين اللازم لتخليق البروتين النووى ولكن الإنزيمات اللازمة لاتمام هذه التفاعلات غير معروفة فى الحشرات (كيلبى Kilby عام ١٩٦٣) .

أدنين — هيبواكسانثين — حمض اليوريك

٦-١-٣ الخــلايا الفطـرية

الخلايا الفطرية هى الخلايا التى تحتوى على الكائنات الحية الدقيقة . فى كثير من الحشرات مثل الصراصير تنتشر هذه الخلايا خلال الجسم الدهنى وتقوم هذه الكائنات بتخليق عناصر غذائية . ففى حشرة *Blaberus* (على الأقل) لاتختلف الخلايا الفطرية فى التراكيب عن الخلايا المغذية العادية وكل فرد من أفراد البكتيريا الموجودة يغلف بغشاء (وولكر Walker عام ١٩٦٥) .

٦-١-٤ الخـلايا القصبيـة

فى حشرات ذبابة النُّبر (من ثنائية الأجنحة) التى تتطفل يرقاتها على تجاويف الحيوانات الثديية أو أنسجتها) *Gasterophilus* توجد الخلايا القصبية التى تتميز بأن بها اعداد من القصيبات الهوائية المنتشرة داخل الخلايا .

والخلايا القصبية كبير جداً يصل قطر الخلية مابين ٣٤٠ إلى ٤٠٠ ميكروناً وهذه الخلايا غالبا ماتملأ الثلث الخلفى من الجسم الدهنى . تقضى يرقة *Gastrophilus* جزء من حياتها مرتبطة بجدار معدة الحصان وخلال هذه الفترة تحتوى على الهيموجلوبين فى البداية ينتشر الهيموجلوبين خلال الجسم الدهنى للحشرة ولكن بعد ذلك يصبح مركزاً فى الخلايا القصبية التى يمكن تمييزها عن الخلايا المغذية النموذجية . وتُظهر هذه الخلايا مع الهيموجلوبين قدرة اليرقة على الاستخدام الأمثل للهواء المتقطع الذى يصلها مثل فقاقيع الغاز فى طعام الحصان (كيلين ، وانج Keilin & Wang عام ١٩٤٦) .

٦-١-٥ الخــلايا الأخـرى

فى ملكة النمل الأبيض ، يختلف الجسم الدهنى من الناحيتين التركيبية والكيماوية عن الجسم الدهنى فى باقى أفراد المستعمرة بما فيها اليرقات . ويحدث هذا الاختلاف فى التركيب عن نظيره فى اليرقة فى حشرة *Kalotermes* عندما تتغذى الملكة فى البداية بواسطة أعضاء المستعمرة الآخرين ، وهنا تظهر خلايا متخصصة (جراسى ،

غاراجوزلو Grassj & Gharagozlou عامى ١٩٦٣ ، ١٩٦٤) . ويحتوى الجسم الدهنى للملكة على قليل من الجليكوجين أو الدهن ومن المحتمل أن يتخصص فى تخليق البروتين . ويظل ذلك فى وجود المستوى العالى من الافرازات التى تتغذى عليها الملكة بواسطة أعضاء المستعمرة الآخرين وفى وجود الكميات الكبير من البروتين التى تحتاجها الملكة لإنتاج أعداد هائلة من البيض .

يتراكم الكالسيوم فى الجسم الدهنى لليرقات آكله النباتات الغضة من رتبة ثنائية الأجنحة على هيئة كريات كالسيومية Calcospherites .

٦-٢ التـــلألؤ (انبعــاث الضــوء) Luminescence

يظهر عدد من الحشرات بمظهر متلألأ ، ولكن فى حالات كثيرة يرجع التلألؤ إلى البكتيريا . ويحدث التلألؤ الذاتى (دون دخل للبكتيريا فى ذلك) فى قليل من حشرات الكولمبولا مثل *Onychiurus armatus* وفى حشرة *Fulgora* *Lanternaria* (من رتبة متجانسة الأجنحة) وفى قليل من اليرقات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة من عائلتى *Bolitophilidae, Platyuridae* وفى عدد كبير نسبيا من الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة من عائلات *Lampyridae* ، *Elateridae* ، *Phengodidae* وفى هذه العائلات يحدث التلألؤ فى كلا الجنسين أو قد يحدد فى الأنثى ، وقد يحدث أيضا فى اليرقات .

توجد الأعضاء المنتجة للضوء فى أجزاء مختلفة من الجسم ، فينبعث من جميع أجزاء جسم حشرة *Onychiurus* وهج ، ولكن فى معظم الخنافس تكون أعضاء الضوء مندمجة نسبيا ومنضمة مع بعضها ، وتوجد عادة على السطح البطنى لمنطقة بطن الحشرة . فى ذكور حشرة *Photuris* (من رتبة غمدية الأجنحة) يوجد زوج من أعضاء الضوء فى المنطقة البطنية لكل من الحلقتين السادسة والسابعة البطنية . أما فى الإناث فتكون هذه الأعضاء أصغر وعادة توجد فقط على حلقة واحدة .

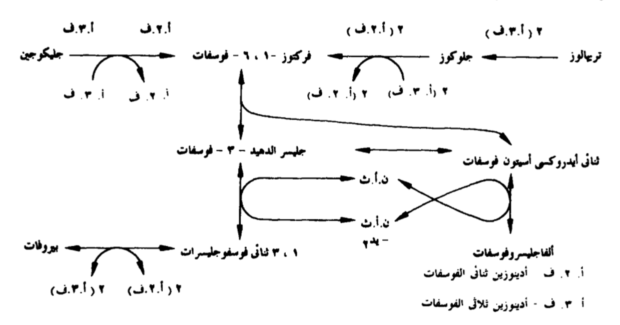
يوجد باليرقات زوج من أعضاء الضوء الصغيرة على الحلقة البطنية الثامنة ، ولكن تختفى هذه الأعضاء أثناء التحول عند تكوين أعضاء الحشرة الكاملة . أما فى حشرة *Fulgora* فيوجد عضو الضوء فى الرأس وتشتق أعضاء الضوء عموما من الجسم الدهنى أما فى حشرة *Bolitophila* (من رتبة ثنائية الأجنحة) فتتكون هذه الأعضاء من النهايات البعيدة المتطاولة لأنابيب ملبيجى .

٦-٢-١ التنفس اللاهــوائى

تزداد كفاءة إمداد الأنسجة بالأكسجين عن طريق القصبات الهوائية حتى عند الطيران عندما تكون عمليات الأكسدة نشطة جدا . وهذا الإمداد فى العادة يحفظ معدل حدوث عملية نزع الأيدروجين من مادة التفاعل ونقل الإلكترونات إلى السيتوبلازم ولذلك فإنه من غير العادى الا تستكمل عملية الأكسدة ، ولكن قد تحدث فى بعض الأحيان عملية تنفس لاهوائى أثناء الطيران ويمكن للحشرة أن تحيى لفترات طويلة تحت الظروف اللاهوائية .

فى التنفس اللاهوائى لاتتواصل عملية تحلل مادة التفاعل سوى عملية تحلل الجليكوجين . وفى الفقاريات تختزل البيروفات (الناتج النهائى لتحلل الجليكوجين) إلى لاكتات . فى عضلة طيران الحشرة تنتج كمية قليلة جداً من

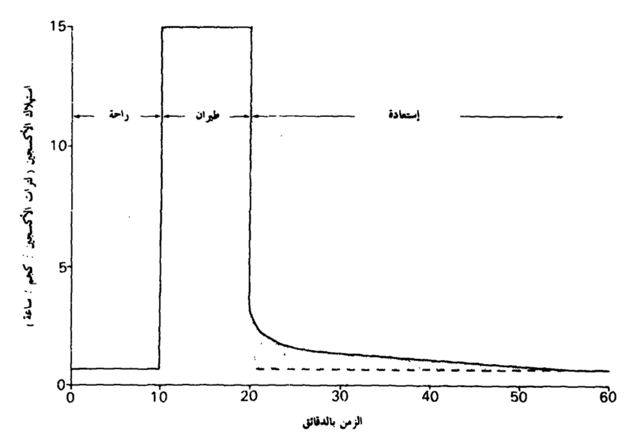
اللاكتات بسبب وجود انزيم لاكتيك ديهيدروجيناز (الإنزيم الذى يحفز إنتاج اللاكتات من البيروفات) بتركيز منخفض . وبالتالى فإن النواتج النهائية الأساسية لتحلل الجليكوجين هى البيروفات وألفاجليسروفوسفات ويكونان تقريباً بكميات متساوية إلى حد ما .



عند بداية التفاعل بالجليكوجين (كمادة منتجة للطاقة) ينتج عن تحلل هذه المادة جزيئان من أ.٣.ف لكل جزىء جلوكوز مستعمل . ولكن عند البدء بالتريهالوز أو الجلوكوز فإنهما يحتاجان إلى طاقة من أ.٣.ف فى عملية الفسفرة الأولية وبالتالى لاتوجد زيادة صافية فى أ.٣.ف. . مما تقدم يظهر أن تحليل الجليكوجين فى عضلات الطيران لايكون كفء بالمقارنة بمثل هذه العملية فى الفقاريات وبالتالى فإن مسلك ألفاجليسروفوسفات فى التنفس الهوائى لعضلات الطيران ذو أهمية كبيرة تفوق عملية تحليل الجليكوجين التى ينتج عنها عدم الكفاءة .

يوجد بالأنسجة الأخرى (عدا عضلات الطيران) إنزيم لاكتيك ديهيدروجيناز الذى يؤدى إلى تكوين جزيئين من حمض اللاكتيك لكل جزء جلوكوز مستعمل مع زيادة صافية فى الطاقة . ويحدث هذا النظام فى الحشرات أو فى الأنسجة التى يقل إمدادها بالأكسجين . وبالتالى توجد فى عضلات الأرجل للبقة المائية ***Belostoma*** وفى اليرقة المائية ***Chironomus*** ، كما توجد فى عضلات الفخذ للنطاطات التى تحتاج إلى كمية كبيرة من الطاقة عند القفز فى هذه العضلات التى تبعد عن الثغور التنفسية وتزود بكمية قليلة نسبيا من الأكسجين (زيب ، ماك شان Zebe & McShan عام ١٩٥٧) .

عند حدوث التنفس اللاهوائى ، تتأكسد النواتج النهائية بمجرد أن يتاح وجود كمية كافية من الأكسجين مرة أخرى . ويُسمى الاحتياج الأكسجينى لعملية الأكسدة هذه باسم الدَّين الأكسجينى ويتضح هذا الدَّين بحدوث معدل تنفس أعلى من العادى عند عودة الحشرة للتنفس الهوائى . خلال فترات توقف الحشرة عن الطيران يصل معدل أستهلاك الأكسجين إلى معدل الراحة العادى لفترة قصيره . بينما تتأكسد نواتج تحلل الجليكوجين (تعويض دَيْن الأكسجين) (شكل ٦-٢) .



شكل (٦-٢) استهلاك الأكسجين فى الجراد الصحراوى عند الراحة وأثناء الطيران ويتضح ارتفاع الاستهلاك أثناء الطيران وانخفاضه عند الاستعادة (عن كروف ، ويس فوخ Krogh & Weis - Fogh عام ١٩٥١) .

الفصـــل الســـابع

اللــون

COLOUR

تلعب بعض المواد الملوِّنة دوراً هاماً حيوياً فى العمليات الأيضية ، ويرتبط إنتاج هذه الملوِّنات دائمًا بعمليات أخرى فى الجسم .

توجد عدة مجاميع من المواد الملونة وهى مسئولة عن كثير من الألوان فى الحشرات . أما معظم الألوان البيضاء والزرقاء والمعدنية فإنها تنتج عن التركيب الفيزيائى لسطح الجليد ولادخل للمواد الملونة فى تكوينها .

يحدث التغير العكسى فى اللون لفترة قصيرة (الناتج عن حركة المواد الملوِّنة) فى قليل من الحشرات ، ولكن من الشائع حدوث تغيرات طويلة الأجل فى اللون نتيجة ترسيب الحبيبات الملونة ، وتحدث الحالة الأخيرة عادة لتجانس وتماثل لون الحشرة مع لون البيئة المحيطة بها . وهنا يلاحظ أنه إذا اختلفت لون البيئة المحيطة بالحشرة وأصبح اللون الجديد ثابتا يحدث اختلاف فى لون الحشرة بما يتناسب مع لون البيئة الجديدة .

ويظهر لون كثير من الحشرات ليخفيها عن المفترسات التى تهدد حياتها ، ولبعض الحشرات الأخرى علامات على سطح الجسم لتخيف بها المفترسات ، أو يكون لها تلوين واضح يرتبط بمظهر كريه حتى أن المفترسات عندما تتعرف عليها تهرب منها وتتحاشها . أما أنواع الحشرات المختلفة التى يمكنها أن تُظهر نفسها بمظهر كريه أو لايمكنها ذلك فإنها قد تكون لها نفس تكوين الحشرات ذات المظهر الكرية وبذلك تحمى نفسها من المفترسات حيث لاتفرق الأخيرة بينهما .

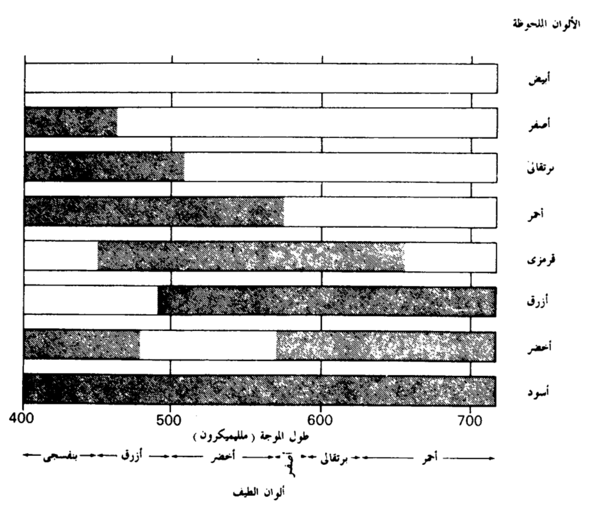
يعتبر اللون هاما فى تمييز أفراد النوع الواحد وفى بعض الأحيان تُخزَّن النواتج الإخراجية على هيئة ملوِّنات .

٧-١ طبيعة اللــون The nature of colour

ينتج اللون من الضوء الأبيض عند التخلص من بعض أطوال الموجات فيه عن طريق الامتصاص عادة وباق أطوال الموجات تنعكس أو تنفذ . وتُحدِّد أطوال الموجات المنعكسة أو النافذة اللون الذى يُرى (شكل ٧-١) .

فإذا انعكست جميع أطوال الموجات بالتساوى فإن السطح المنعكس يظهر باللون الأبيض أما إذا امتُصَّت جميع أطوال الموجات فإن اللون يصبح أسود .

يحدث الإنعكاس المختلف للضوء لإنتاج الألوان بطريقتين هما الألوان الفيزيائية والألوان الصبغية . قد تسبب الطبيعة الفيزيائية للسطح فى إنعكاس بعض أطوال الموجات أو قد يتواجد على هذا السطح بعض المواد الملوَّنة ، ونتيجة التركيب الجزيئى لهذه المواد فإنها تمتص بعض أطوال الموجات وتعكس الباق والألوان الناتجة عن الطبيعة الفيزيائية للسطح تُسمَّى الألوان الفيزيائية أو الألوان التركيبية . أما الألوان الناتجة عن وجود مواد ملوَّنة على السطح فتسمى الألوان الصبغية .



شكل (٧-١) إنتاج اللون بواسطة التخلص (امتصاص) من بعض أطوال الموجات من اللون الأبيض . وتظهر أطوال الموجات الممتصة على الرسم مظللة وأطوال الموجات المنعكسة بيضاء (عن فوكس Fox عام ١٩٥٣) .

٧-٢ ألـــوان الحشـــرات The colours of insects

تنتج الوان الحشرات من تراكيب وصبغات مختلفة يمكن تلخيصها فيما يأتى :

ينتج اللون الأسود والبنى من سكلروتين وميلانين . تنتج الأفينات لوناً أسود أو قرمزى داكن جداً فى المن ، بينما الألوان القرمزية المتقزحة تنتج من التأثيرات المتداخلة فى بعض أبى دقيقات .

ينتج اللون الأحمر عموما من أشباه الكاروتين كما فى الحشرت التابعة لعائلة *Coccinellidae* ، وقد ينتج من التيرينات (كما فى أبى دقيق البرتقالى) أو من الأموكرومات (كما فى الرعاشات أو اللون القرنفلى كما فى الحشرات الكاملة غير الناضجة للجراد الصحراوى) . وتعتبر التيرينات والأوموكرومات مسئولة أيضًا عن الوان العين . قد يرجع اللون الأحمر ليرقات الهاموش إلى وجود الهيموجلوبين . ويرجع اللون الأحمر فى بعض الحشرت التابعة لعائلة Coccidae إلى صبغات الكوينون ، أما الألوان الحمراء البرتقالية والنحاسية لكثير من الخنافس فهى ألوان متداخلة .

ينتج اللون الأصفر من التيرينات (كما فى بعض أبى دقيقات والحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة) ومن أشباه الكاروتين فى الجراد من جنس *Locusta* . وتلوّن أشباه الكاروتين أيضا بعض الإفرازات (مثل الحرير فى دودة القز والشمع فى نحل العسل) . والفلافونات قد تظهر باللون الأصفر وعادة مايتم ذلك بمساعدة صبغات أخرى .

ينتج اللون الأخضر من خليط من صبغة صفراوية زرقاء واللون الأصفر لأشباه الكاروتين (كما فى حشرة *Carausius* ويرقات حرشفية الأجنحة) .

أما فى الحشرات التابعة لعائلة Pieridae فإنه ينتج من تجاور الحراشيف الصفراء مع الحراشيف السوداء . وقد تُنتج الصبغات الصفراوية وحدها اللون الأخضر كما فى الحشرات الكاملة التابعة لعائلة Chironomidae . وتُنتج التأثيرات المتداخلة الألوان الخضراء المعدنية للخنافس وللحشرات التابعة لعائلة Zygaenidae .

تنتج الألوان الزرقاء من التداخل (كما فى الحشرات التابعة لعائلة Lycaenidae) ولاتنتشر الصبغات الزرقاء عموما فى الحشرات ولكن فى حشرة *Oedipoda caerulescens* من رتبة مستقيمة الأجنحة يوجد أحد أشباه الكاروتين الأزرق فى الأجنحة .

ينتج اللون الأبيض أساساً من عملية التبعثر ، وأحيانا يرتبط بصبغة بيضاء مثل الليكوتيرين Leucopterin فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

٧-٣ تغـــير اللـــون Change of colour

يحدث تغير اللون بطريقتين : إما بواسطة الحركة الفيزيائية للصبغة أو بإنتاج أو هدم الصبغة . ويُسمَّى تغير اللون بواسطة حركة الصبغة باسم التغير الفسيولوجى وهنا تحدث الاختلافات فى اللون بسرعة . أما تغيرات اللون الناتجة عن أيض الصبغات فإنها تُسمَى التغيرات المورفولوجية وتحدث ببطء .

٧-٣-١ تغير اللون الفسيولوجى

لاتعتاد الحشرات على التغيرات الفسيولوجية للألوان ، ولكن وجد فى حشرة *Carausius* أن الأفراد الذين يظهرون باللون البنى أثناء النهار يصبح لونهم أسود أثناء الليل ، ويرجع ذلك إلى حركة الصبغة الموجودة فى خلايا البشرة . ونفس التغيرات التى ترجع لحركة الصبغة تحدث فى النطاط الأسترالى *Kosciuscola* ولكن يحدث ذلك نتيجة استجابته للحرارة وليس للضوء (كى ، داى Key & Day ١٩٥٤ – أ) . فعندما ترتفع الحرارة عن ٢٥°م تصبح الذكور زرقاء اللون أما عند درجة حرارة أقل من ١٥°م فإن الذكور تكون سوداء معتمة . ويتأثر لون الإناث بنفس التأثير ، ولكن التغيرات اللونية فيها تكون أقل حدة . تحت الظروف الطبيعية تكون النطاطات سوداء اللون أثناء الليل عند انخفاض درجة الحرارة ، أما فى الأيام الصحوة فإنها تصبح باهتة بعد ساعتين أو ثلاث من شروق الشمس إذا ما ارتفعت درجة الحرارة . ثم تبدأ هذه الحشرات فى الدكانة مرة أخرى بعد الظهر عندما يصبح الجو أكثر برودة . فى هذه التغيرات تعمل خلايا البشرة كمؤثرات مستقلة حيث تستجيب مباشرة للتنبيه الخارجى ، بمعنى أنه لايوجد فى هذه الحالات تأثيرات عصبية أو هرمونية (كى ، داى Key & Day عام ١٩٥٤ – ب) . ولهذه التغيرات وظيفة تنظيمية حرارية حيث تمتص الحشرات الداكنة أشعاعا أكثر من الحشرات الفاتحة .

تحدث التغيرات الفيزيائية للألوان فى مجموعة حشرات Cassidinae نتيجة ازعاج الحشرات . ويحدث ذلك فى الحشرات التابعة لعائلة Chrysididae نتيجة تأثير درجات الرطوبة .

٧-٣-٢ تغير اللون المورفولوجى

قد تنتج تغيرات فى كمية الصبغة بطرق مختلفة كثيرة وذلك كاستجابة لعوامل خارجية أو داخلية . فألوان النطاطات مثلا تشبه لون البيئة التى تعيش فيها وتُسمَى الظاهرة باسم التماثل اللونى Homochromy ، وأى تغير فى لون البيئة يؤدى إلى تغير فى لون الحشرة ، ولذلك فإن حشرة *Acrida* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) تتغير من اللون الأصفر إلى اللون الأخضر إذا وضعت على سطح مناسب (ذى لون أخضر) . ويحدث هذا التغير فى اللون لبعض الأفراد خلال ثلاثة أيام ولكن معظم الأفراد يحتاجون إلى فترة أطول ليتغير لونهم . وتحدث مثل هذه التغيرات فى لون جدار الجسم عند الانسلاخ فقط ولاتنطبق هذه القاعدة على الحشرات الداكنة حيث يحدث تغير فى اللون فى غياب عملية الانسلاخ . فالنطاطات السوداء اللون تظهر عادة بعد حرائق الأدغال فى أفريقيا كما يتغير لون بعض أفراد حشرة *Phorenula werneriana* من الرمادى إلى الأسود الفاحم فى خلال يومين . ويحدث هذا التغير فى الحشرات الكاملة حديثة الخروج والمُسِنَّة عند تعرضها لضوء الشمس الساطعة . وعمومًا يمكن القول إن الفرق بين سقوط الضوء وانعكاسه يعتبر عاملاً هاماً فى هذا النوع من تغير اللون (أوفاروف Uvarov عام ١٩٦٦) . فى حشرة *Mantis* (من رتبة الصراصير وفرس النبى) يتحلل البيليفردين الأخضر فى وجود كثافة ضوئية عالية مكوناً نواتج تظهر أولًا باللون البنى ثم تصبح بعد فترة عديمة اللون غالبًا (باساما – فويليوم Passama - Vuillaume عام ١٩٦٥) . وتوجد اختلافات فى ألوان حشرات أخرى والتى ترجع إلى تغير لون البيئة المحيطة . فمثلا تظهر عذارى الحشرات التابعة لعائلة Pieridae باللون الداكن أو الباهت حسب لون البيئة المحيطة بها .

للحرارة أهمية فى تكوين وظهور الصبغة . فمثلا عندما يربى الجراد من جنس *Locusta* على درجة حرارة ٤٠°م يظهر القليل جدا من الصبغات ، ويبدو الجسم بلون أصفر شاحب بقليل جدًا من الصبغة الداكنة . وعندما تُربى هذه الحشرات على درجة حرارة منخفضة تصبح أكثر دكانة وتزداد درجات الدكانه تدريجيًا حتى أنه عند تربية الحوريات على درجة حرارة ٢٦°م فإنها تصبح سوداء مع بعض الصبغات القليلة الصفراء (جودوين Goodwin عام ١٩٥٢) . وتحدث نفس التغيرات فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة وفى حشرات أخرى .

يؤثر التزاحم على لون بعض الحشرات . فحوريات الجراد التى تربى منعزلة تصبح خضراء ، بينما عند تربيتها متزاحمة يصبح لونها أصفر وأسود . ويتغير اللون حسب تغير درجة التزاحم (ستوور Stower عام ١٩٥٩) . وتُظهر يرقات بعض الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة (مثل حشرة *Plusia*) تغيرات مقارنة يحدث بعضها أثناء العمر اليرقى ولكن معظم التغيرات تحدث أثناء الإنسلاخ فقط (لونج Long عام ١٩٥٣) .

تحدث تغيرات كثيرة فى اللون أثناء نمو وتطور الحشرة والهدف من هذه التغيرات غير معروفة . فاليرقة الحديثة لحشرة *Papilio demodocus* (من رتبة حرشفية الأجنحة) تظهر باللون البنى مع وجود شريط أبيض عند المركز ، أما اليرقة التامة النمو فيكون لونها أخضر بعلامات قرمزية وشريط أبيض جانبى . تقع هذه التغيرات (على الأقل) تحت سيطرة التحكم الهرمونى قُبيل الدخول فى طور العذراء فإن يرقة *Cerura* (من حرشفية الأجنحة) تتحول من اللون الأخضر إلى الأحمر ويتحكم فى هذا التغير فى اللون هرمون الانسلاخ .

يرتبط عادة التغير فى اللون بالعمر والنضج ، فقد وجد أن ذكر الجراد الصحراوى يتغير لونه من القرنفلى إلى الأصفر عندما ينضج جنسيًا كما لوحظ فى حشرة *Mesopsis* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) تَكَوُّن لطعة سوداء على الأجنحة الخلفية ببطء خلال فترة تصل إلى حوالى ستة شهور ، وهذه من الممكن أن ترتبط بنضج الحشرة الكاملة (بورت ، أوفاروف Burtt & Uvarov عام ١٩٤٤) . كما تنمو لطع داكنة على أجنحة ذكور الرعاش Brachythemis leucosticta عند نضجها جنسيًا .

٧-٣-٣ تغير اللون الموسمى

فى بعض الحشرات تحدث تغيرات فى لون الحشرات بين الأجيال المتعاقبة، ويرتبط ذلك بالتغيرات الموسمية التى تحدث فى البيئة ، ويظهر ذلك بوضوح فى بعض أبى دقيقات الأفريقية مثل *Precis octavia* حيث تظهر باللون الأحمر الطوبى فى الموسم الرطب وباللون الأزرق البنفسجى فى الموسم الجاف . وفى المناطق المعتدلة تظهر عادة اختلافات لونية بين أجيال أبى دقيقات الربيعية والأجيال الصيفية ، أما فى حشرة *Arachnia levana* فيكون الإختلاف محدوداً جداً . وتختلف عملية التطور باختلاف الموسم حيث تعتمد على طول الفترة الضوئية اليومية التى تربى عليها الحشرة . فاليرقات التى تربى تحت ظروف اليوم القصير تُنتج عذارى ساكنة ويخرج من الأخيرة حشرات كاملة ذات شكل ربيعى ، أما اليرقات التى تربى تحت ظروف اليوم الطويل فإن عذاريها لاتدخل فى السكون وتخرج من العذارى حشرات كاملة ذات شكل صيفى (مولر M°uller عام ١٩٥٥) .

٧-٤ أهمية اللـــون Significance of colour

من المحتمل أن يكون للصبغات فى الحشرات بعض الأهمية الأيضية ولكن بالإضافة إلى ذلك فإن الألوان التى تنتجها لها أهمية فى علاقات الحشرة بالحيوانات الأخرى ، حيث يستعمل اللون كدفاع ضد المفترسات من الحيوانات الفقارية ، كما قد يكون له أهمية أيضا فى تمييز أفراد النوع الواحد من الحشرات .

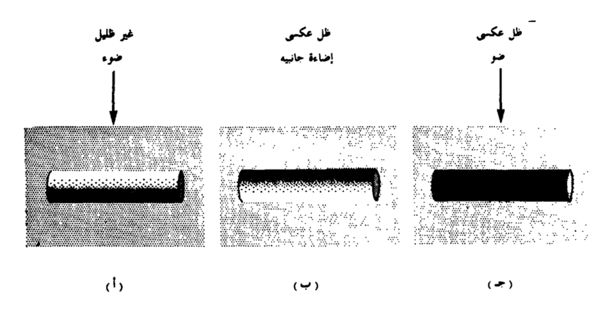
تعتبر الألوان من الصفات التمييزية الهامة بالنسبة لحاسة الرؤية فى الإنسان ولكن بالنسبة لمجاميع الحيوانات الأخرى قد تختلف أهميتها ودرجة ظهورها . فمثلا يظهر أبو دقيق الكبريتى *Brimstone* لنا باللون الأصفر المتجانس ولكن فى الواقع تظهر علامات على الجناح الأمامى يمكن للإنسان رؤيتها فى الصورة المأخوذة على فيلم حساس للأشعة فوق البنفسجية (نيكروتينكو Nekrutenko عام ١٩٦٥) . تُظهر بعض الحشرات على الأقل حساسية للأشعة فوق البنفسجية ولذلك فإن ظهور هذا النوع من أبى دقيق لها مختلف عن ظهوره للإنسان . وقد وجد أن الطيور ومن المحتمل السحالى أيضا تكون أقل حساسية للضوء ذى طول الموجة القصير وأكثر حساسية للموجات الضوئية الطويلة ، بينما يعتقد أن الثدييات آكلة الحشرات مصابة بعمى الألوان (وولز Walls عام ١٩٤٢) ، وهذا يعنى عدم قدرة هذه الحيوانات على التمييز بين الموجات الضوئية ذات الأطوال المختلفة ولكن لايدل ذلك على مدى الموجات الضوئية التى تكون فيه هذه الحيوانات حساسة للرؤية .

٧-٤-١ الاختفاء من المفترسات

يساعد اللون عادة على اختفاء الحشرة من مفترساتها (كوت Cott عام ١٩٥٧) وينتج ذلك ببساطة من التشابه العام فى اللون بين الحشرة والبيئة المحيطة بها (التماثل اللونى) كما فى انطاطات التى يصبح لونها أسود على الأرض السوداء أو المحترقة ويصبح لونها أخضر على الحشائش الطازجة . وإذا أعطيت هذه الحشرات الفرصة فإنها تقدر على اختيار البيئة المناسبة للونها . ففى تجربة أجريت على حشرة *Biston betularia* وجد أن هذا السلوك يعطى الحشرة بعض الوقاية من مفترساتها . وعادة مايرتبط التماثل اللونى ببعض أشكال الجسم المناسبة والسلوك المناسب للحشرة .

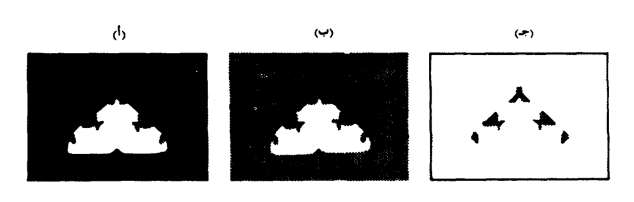
يمكن الوقاية أيضا باختفاء الظل . فالأجسام يمكن أن تبدو واضحة بواسطة كثافات ضوئية مختلفة تنعكس على هذه الأجسام . وعادة مايظهر الجسم الصلب أكثر إضاءة على جانبه العلوى ومعتما من الناحية السفلية نتيجة تأثير الظل (شكل ٧-٢ أ) ، ولكن بالتلوين المناسب يختفى هذا التأثير . ويمكن للجسم أن يُظَلل بنفس الطريقة (شكل ٧-٢ ب).وعندما يُرى فى الظروف الضوئية العادية فإن جميع أجزاء الجسم تعكس نفس كمية الضوء وبالتالى يفقد هذا الجسم مظهره الجامد . وهذا التظليل العكسى معروف جيداً فى يرقات حرشفية الأجنحة حيث يكون الجانب المواجه للضوء ذو صبغة كثيفة والجانب الآخر الموجود فى الظل محتوى على كمية صبغة أقل .

ولنجاح هذه الظاهرة يجب أن ترتبط عملية الصبغ مع السلوك المناسب من جانب الحشرة .



شكل (٧ ٢) رسوم توضيحية تبين ظهور (أ) هدف غير ظليل فوقه ضوء(ب)هدف ذو ظل عكسى ل وجود إضاءة جانبية ، (جـ) هدف ذو ظل عكسى وفوقه ضوء (عن كوت Cott عام ١٩٥٧) .

قد يخدم اللون أيضاً عملية الوقاية إذا كان ترتيب الألوان يعمل على اخفاء شكل الجسم حيث يصبح التلوين أكثر كفاءة عندما تكون بعض مكونات اللون متشابهة من البيئة المحيطة وبعض المكونات الأخرى مختلفة عن لون هذه البيئة (شكل ٧ - ٣) .



شكل (٧-٣) رسم توضيحى لفراشة ذات ألوان متضاربة

(أ) أرضية غير مناسبة (ب) ، (جـ) أرضيات متداخلة مع أحد ألوان الحشرة ومتضاربة مع الألوان الأخرى (عن توت ١٩٥٧)

٧-٤-٢ التنكر البيئى

تتعلم المفترسات كيف تبتعد عن الحشرات الكريهة لنفسها عن طريق التمييز ، ولكن من الناحية النظرية يجب على المفترس أن يتعلم كيف يبتعد عن كل نوع من الحشرات البغيضة على حدة فإذا كان لون بعض الأنواع من الحشرات متشابه فإن المفترس لايمكنه الامتناع عن نوع معين والاقتراب من نوع آخر لتشابه الألوان . وتماثل نوع معين من الحشرات فى اللون مع نوع آخر يُسمَى بالتنكر البيئى حيث يكون أحد الأنواع كريهاً على نفس المفترس بينما يكون الآخر مقبولًا ومرغوبًا فى افتراسه ، ويسمى النوع الكريه باسم النموذج أما النوع المشابه له فيسمى المتنكر .

ومن الأمثلة الهامة المعروفة هو ظاهرة تعدد الأشكال الوراثية حيث يكون لأنثى حشرة ***Papilio dardanus*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) عدد كبير من الأشكال التنكرية ويظهر لنا سلسلة من الأشكال التنكرية فى أبى دقيقات (كاربنتر ، فورد Carpenter & Ford عام ١٩٣٣ ؛ راتينماير Rettenmeyer عام ١٩٧٠) .

القسم الثانى

الصدر والحركة

The thorax and movement

الفصـــل الثـامـــن

الصـــدر والأرجـــل

THE THORAX AND LEGS

من المحتمل أن يكون نظام الستة أرجل الموجود بالحشرات قد اشتق من نظام الحيوانات عديدة الأرجل Myriapoda . ووجوذ الأرجل الطويلة يسهل عملية الجرى السريع ويلزم إختزال عدد الأرجل لرفع الكفاءة الوظيفية لها . ويعتبر العدد ستة .. هو أقل عدد من الأرجل الذى يعطى ثباتًا مستمرًا خلال الحركة على سرعات مختلفة . وتحتاج الكفاءة الآلية إلى وجود هذه الأرجل قريبة من بعضها خلف الرأس . ومن المعتقد أن نتيجة هذه الاحتياجات الآلية والوظيفية يتطور الصدر فى الحشرة (انظر مانتون Manton عام ١٩٥٣) .

مستقلًا عما سبق ، تنمو الأجنحة على الصدر أيضًا وبالتالى يصبح الصدر هو مركز الحركة فى الحشرة حيث يتحور هيكل حلقات الصدر ليصبح دعامة كفء للأرجل والأجنحة ، كما تتكيف عضلات الصدر لتُنتج حركة هذه الزوائد . كما تتكيف الأرجل نفسها (ابتداء من رجل المشى النموذجية) لتؤدى وظائف مختلفة وذلك بتحوراتها المناسبة فى الشكل .

٨-١ التعقـــيل Segmentation

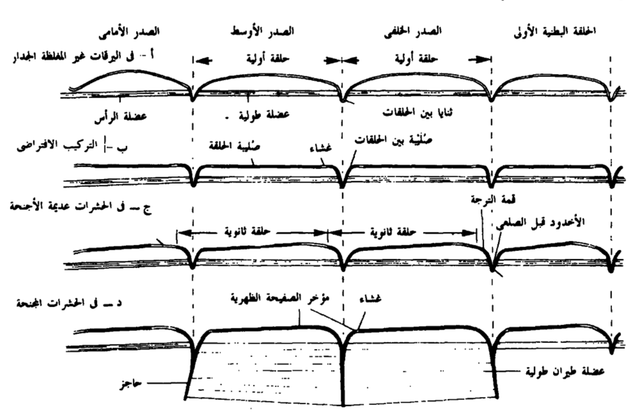
فى يرقات الحشرات كاملة التطور يكون الجليد ناعمًا ومرنًا وقابل للثنى أو يكون متصلبا فى بعض أجزائه فقط . وترتبط العضلات الطولية بالثنايا الموجودة بين حلقات الجسم (شكل ٨-١) . ويظهر ذلك فى النظام البدائى الذى يمكن مقارنته بما يحدث فى الديدان الحلقية Annelida ، وتعتبر الحلقات المحددة بالثنايا بين الحلقية حلقات أولية . تتحرك الحشرات التى تُظهر هذا الترتيب نتيجة التغيرات المتوالية فى أشكال حلقات الصدر والبطن . ويسمح الجليد المرن والقابل للثنى بحدوث هذه التغيرات فى الشكل .

عندما يتصلب الجليد فإن الترتيب الأساسى يظهر على هيئة صفائح ظهرية وبطنية مرتبطة بتراكيب دعامية جامدة متصلبة والتى تشكل ثنايا بين حلقية تتصل بها العضلات الطولية (شكل ٨ - ١ ب) . ومن الواضح أن مثل هذا الترتيب يسمح بحركة بسيطة جدًا حيث تصبح التراكيب الجامدة المتصلة بين الحلقات ملتحمة مع صفائح

الحلقة التالية . وتسمى الصفيحة الكبرى الموجودة على السطح الظهرى للحلقة باسم التَّرجة أو تسمى فى الصدر الصفيحة الظهرية أو النوتم Notum ويسمى تجويف بين الحلقى باسم الأخدود قبل الضلعى Antecostal Sulcus وتسمى الحافة الضيقة الواقعة أمام الأخدود باسم قمة الترجة Acrotergite (شكل ٨ - ج) . ولاتوجد قمة الترجة أبدا أمام حلقة الصدر الأمامى لأن الجزء الأمامى لهذه الحلقة يتداخل من الرقبة وبالتالى تمر العضلات من الرأس مباشرة إلى قمة الترجة الخاصة بالحلقة الصدرية الوسطى .

توجد مساحة خلف كل حلقة وهذه المساحة تظل غشائية وهى تشكل الغشاء بين الحلقى الجديد ، وهذا لايناظر التجويف بين الحلقى الأصلى وبالتالى فإن الحلقة الثانوية تتراكب على الحلقة الأولى (التى قبلها) ، وبالتالى فإن التعقيل المرئى فى الحشرات الكاملة هو هذا التعقيل الثانوى Secondary Segmentation وهذا التعقيل لايناظر التعقيل اليرق (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

يحدث هذا النظام الأساسى فى البطن حيث يزود بصفائح صلبة وفى الحلقتين الصدريتين الوسطى والخلفية لليرقات التى يزود الصدر فيها بصفائح صلبة وفى الحشرات غير المجنحة وفى الحشرات الكاملة التابعة لرتبة الصراصير وفرس النبى والتى فيها لاتتحرك الأجنحة بواسطة العضلات غير المباشرة . بهذا الترتيب تُنتج انقباضات العضلات الطولية الحركات التلسكوبية للحلقات .



(شكل ٨-١) رسوم تخطيطية تبين التغيرات فى التعقيل واشتقاق مؤخر الصفيحة الظهرية فى الصدر والحواجز فى الحشرات المجنحة . وتظهر المساحات المتصلبة بخطوط سوداء سميكة بينما تظهر المساحات الغشائية بخطوط رفيعة مزدوجة .

٨-٢ الصـــدر The thorax

يتكون الصدر من ثلاث حلقات تُعرف على الترتيب باسم الصدر الأمامى والصدر الأوسط والصدر الخلفى . فى معظم الحشرت يخرج من كل حلقة صدرية زوج من الأرجل ولكن لاينطبق ذلك على اليرقات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ويرقات غشائية الأجنحة التابعة لـ Apocrita وبعض يرقات غمدية الأجنحة وعدد قليل من الحشرات الكامنة التى تكون عديمة الأرجل Apodous . بالاضافة إلى ذلك فإن للحشرات المجنحة زوج من الأجنحة على الحلقة الصدرية الوسطى وزوج آخر على الحلقة الصدرية الخلفية وهاتان الحلقتان تعرفان باسم الصدر المجنح Pterothorax .

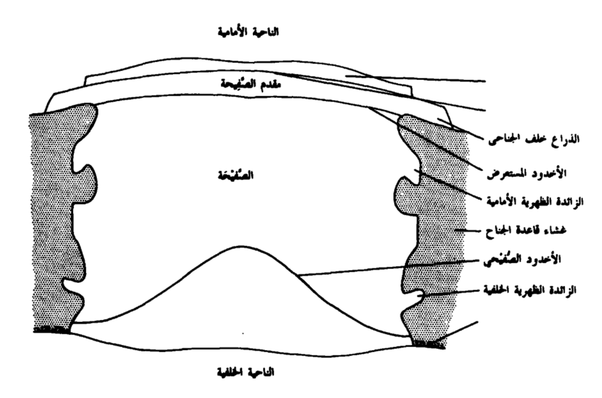
٨-٢-١ الترجة

تُعرف ترجة الحلقة الصدرية الأمامية باسم الصفيحة الظهرية الأمامية Pronotum وتكون غالبا صغيرة لأنها تستخدم فقط فى ارتباط عضلات الرِّجْل . ولكنها فى الحشرات التابعة لرتبتى الصراصير وفرس النبى ، وغمدية الأجنحة تظهر على هيئة صفيحة كبيرة تعمل على الحماية الجزئية لحلقتى الصدر المجنح أما ترجى الحلقتين الصدريتين الوسطى والخلفية فتكونا صغيرتين نسبيا فى الحشرات عديمة الأجنحة وفى اليرقات ، ولكن فى الحشرات المجنحة فإنهما تصبحان متحورتين لاتصال الأجنحة بهما .

فى معظم الحشرات المجنحة ، تعتمد الحركة السفلية للأجنحة على إنحراف الصدر لأعلى . ويمكن حدوث ذلك بتعديل أساسى للحلقات . تمتد قمة ترجة الحلقة الصدرية الخلفية وقمة ترجة الحلقة البطنية الأولى للأمام لتربط ترجة الحلقة من الأمام ، وفى كثير من الحالات تصبح منفصلة ثانويًا من الحلقة الأصلية بواسطة منطقة غشائية ضيقة وهنا تعرف كل قمة ترجة والأخدود قبل الضلعى باسم مؤخر الصفيحة الظهرية Post notum (شكل ٨-١د) .وبالتالى يمكن أن يوجد مؤخر الصفيحة الظهرية الوسطى Mesopostnotum ومؤخر الصفيحة الظهرية الخلفى Metapostnotum إذا كانت الأجنحة متساوية تقريبا فى نشاط الطيران . أما إذا كانت الأجنحة الخلفية فقط هى الهامة فى الطيران كما فى الحشرات التابعة لرتبتى مستقيمة وغمدية الأجنحة فإن مؤخر الصفيحة الظهرية الخلفى هو الذى يظهر بدرجة متطورة فقط . ومن ناحية أخرى تستعمل الحشرات الكاملة التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة الأجنحة الأمامية فقط فى الطيران وذلك فإن مؤخر الصفيحة الظهرية الوسطى هو الذى يظهر بوضوح بينما يختفى مؤخر الصفيحة الظهرية الخلفى . لتدعيم إتصال العضلات الطولية الكبيرة المحركة للأجنحة تتطور عادة النتوءات قبل الضلعية من أمام ومن خلف الحلقة الصدرية الوسطى ومن خلف الحلقة الصدرية الخلفية إلى صفائح داخلية منتشرة تسمى الحواجز Phragmata (شكلى ٨ - ١د ، ٨ - ٦)ويعتمد تطور الحواجز على أهمية الأجنحة فى طيران الحشرة؛ فكلما زادت أهمية الأجنحة فى الطيران كلما زاد تطور الحواجز .

تنمو نتوءات قوية على ترجة الحلقة التى تحمل أجنحة ، وتعتبر هذه النتوءات تكيفات موضعية للضغوط الآلية التى تُفرض على الترجة بواسطة الأجنحة وعضلاتها . تظهر النتوءات من الخارج كأخاديد تعمل على تقسيم الصفيحة الظهرية notum إلى مساحات . عادة يقسم الأخدود المستعرض الصفيحة الظهرية إلى مقدم الصفيحة الأمامى Anterior Prescutum والصفيحة Scutum ، بينما يفصل الأخدود الذى يوجد على شكل حرف (V) الصُفَيْحَة Scutellum من الناحية الخلفية (شكل ٨-٢) . وعادة تظهر هذه المساحات بحدودها الواضحة ولكن بسبب

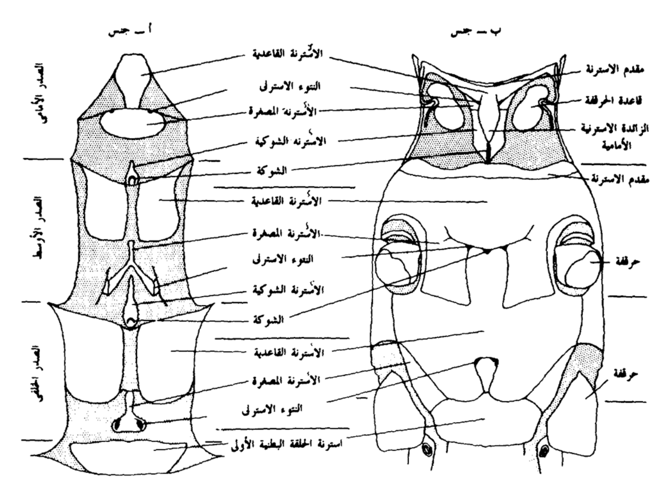
منشأهم كوحدات وظيفية فإن الصفائح ذات الإسم الواحد فى الحشرات المختلفة لاتكون متجانسة بالضرورة . بالإضافة إلى ذلك فإن المناطق الجانبية من الصفيحة Scutum قد تنفصل بواسطة الأخدود الطولى الوسطى . وعادة يرتبط مقدم الصفيحة Prescutum بغشاء البلورا بواسطة امتداد (هو الذراع أمام الجناحى Prealar) من أمام الجناح ، بينما خلف الجناح يربط الذراع خلف الجناحى (Postalar arm) بمؤخر الصفيحة الظهرية Postnotum مع الإبيميرون Epimeron . من الناحية الجانبية تمتد الصفيحة فى زائدتين هما الزائدة الظهرية الأمامية والزائدة الظهرية الخلفية وتتمفصل الزائدتان مع الصُّلبيات الإبطية Axillary sclerites فى قاعدة الجناح ، وتستمر الثنية الخلفية للصُّفَيْحَه sculellum كحبل أبطى على طول الحافة المتدلية للجناح .



(شكل ٨-٢) رسم تخطيطى بين التراكيب الأساسية للصفيحة الظهرية (النوتم) لحلقة صدرية تحمل جناح (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

٨-٢-٢ الإســـترنة

كما على السطح الظهرى ، تنفصل التصلبات الأولية الصفائح الحلقية والصفائح بين الحلقية . وفى الصدر يظل هذا الانفصال موجودا . تمتد الصُّلبية البين حلقية للداخل فى شوكه تسمى الإسترنة الشوكية Spinasernum بينما تسمى الصُّلبية الحلقية باسم الإسترنة الحقيقة Eusternum (شكل ٨ - ٦) . تحدث درجات مختلفة من الالتحام وبالتالى توجد أربعة نظم مختلفة :



(شكل ٨-٣) منظر جانبى لصدر (أ) حشرة من جنس *Blatta* (رتبة الصراصير وفرس النبى) ، (ب) حشرة من جنس *Nomadacris* (رتبة مستقيمة الأجنحة) . (عن سنودجراس *Snodgrass* عام ١٩٣٥ ، البريشت Albrecht عام ١٩٥٦) .

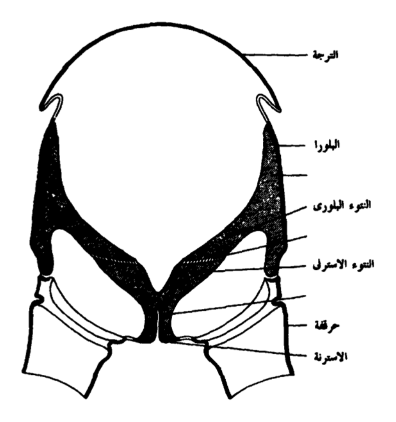
أ - كل المكونات منفصلة - الأسترنة الحقيقة للصدر الأمامى ، الشوكة الأولى ، الاسترنة الحقيقة للصدر الأوسط ، الشوكة الثانية الاسترنة الحقيقة للصدر الخلفى (انظر شكل ٨- ٣ أ ، ولاحظ فى الشكل التخطيطى أن الاسترنة الحقيقية تنقسم إلى الاسترنة القاعدية Basisternum والاسترنة المصغرة Sternellum) .

ب - تلتحم الأسترنة الحقيقة للصدر الأوسط والشوكة الثانية أما باقى المكونات فتظل منفصلة .

جـ - تلتحم أيضا الاسترنة الحقيقة للصدر الأمامى والشوكة الأولى وبذلك يوجد ثلاثة مكونات رئيسية : الأسترنة الأمامية Prosternum المركبة ، والأسترنة الوسطى المركبة ، والأسترنة الحقيقية للصدر الخلفى .

د - إلتحام كامل لمكونات الصدر الأوسط والصدر الخلفى ليُكوِّنا الصفيحة الصدرية المجنحة (شكل ٨ -٣ ب) .

يخرج من الاسترنة الحقيقية زوج من النتوءات ويسمى كل منها النتوء الاسترنى apophysis (شكل ٨ ـــ ٦) . ويمكن تحديد منشأ هذه النتوءات على الاسترنة بحفر مرتبطة بواسطة أخدود (شكل ٨ ب) وبذلك تنقسم الاسترنة الحقيقية إلى الاسترنة القاعدية والاسترنة المصغرة ، بينما فى الحشرات الأكثر رقياً يلتحم النتوءان مع بعضهما فى الخط الوسطى ويفصلهما عن بعضهما من الداخل فقط تركيب ذو شكل حرف y . من الناحية البعيدة يرتبط النتوءان بالنهايات الداخلية بقمم البلورا وعادة مايتم هذا الارتباط بواسطة عضلات قصيرة ، يعطى للصدر صلابة بينما اختلاف درجة انقباض العضلات يجعل هذه الصلابة متباينة ومُتَحَكَّم فيها . النتوءات الاسترنية أيضا تربط مجموعة العضلات الطولية البطنية ولو أنه يوجد قليل من الألياف العضلية التى على وضعها البدائى مرتبطة بالمنطقة بين الحلقية مع الاسترنات الشوكية (شكل ٨ ـــ ٦) .



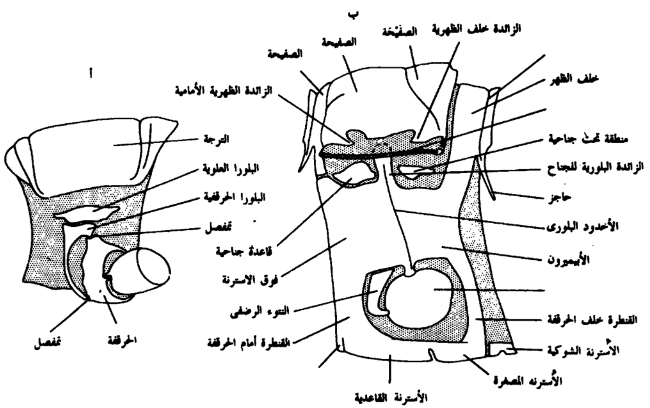
(شكل ٨-٤) رسم تخطيطى يبين قطاع عرضى فى حالة صدرية وتظهر فيها الحوافى البلورية والنتوء الإسترنى

بعض الحشرات لها أخدود طولى ببروز داخلى ويسير هذا البروز على طول الخط الوسطى للاسترنة . فى البعض يلاحظ أن الاسترنة البدائية تصبح كلها منبعجة وأن الاسترنة الظاهرة فى هذه الحشرات هى فى الحقيقة مكونات تحت الحرقفه Subcoxal (انظر ماتسودا Matsuda عام ١٩٦٣) . ويُعرف الأخدود الطولى بالمميز .

ترتبط الاسترنة بالبلورا بواسطة القنطرة أمام الحرقفة Precoxal والقنطرة خلف الحرقفة Postcoxal . ولاتختلف إسترنة الحلقات الصدرية المجنحة كثيرًا عن أسترنه الحلقة الصدرية الأمامية ولكن عادة تكون الأسترنة القاعدية أكبر لتعمل على إرتباط عضلات الطيران الظهرية البطنية الكبيرة .

٨-٢-٣ البلورا (الجنب)

تكون مناطق البلورا غشائية فى كثير من يرقات الحشرات ، ولكنها من الناحية النموذجية تصبح متصلبة فى الحشرة الكاملة . ومن المحتمل أن يوجد أساسا ثلاث صليبات بلورية ، واحدة بطنية واثنتان ظهريتان . ويعتقد من ناحية المنشأ أن هذه الصلبيات تشتق من الحرقفة (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٨) . تسمى الصُلَيْبة البطنية باسم البلورا الأسترنية Sternopleurite وهى تتمفصل مع الحرقفة وتصبح ملتحمة مع الأسترنة لدرجة أنها تصبح جزءًا مكملٍ لها . أما الصُليبتان الظهريتان فيتسميان البلورا العلوية anapleurite والبلورا الحرقفية Coxopleurite وتوجدان كصُلَيْبتان منفصلتان فى الحشرات عديمة الأجنحة وفى الصدر الأمامى لليرقات التابعة لرتبة Plecoptera (شكل ٨ – ٥أ) ، وفى حشرات أخرى يحدث الالتحام لتتكون البلورا ، ولكن البلورا الحرقفية (التى تتمفصل مع الحرقفية) تظل منفصلة جزئيا فى رتب الحشرات المجنحة الدُنيا مكونة النتوء الرُضفى Trochantin الذى يعتبر التمفصل الثانى البطنى مع الحرقفة (شكل ٨ – ٥ب) .

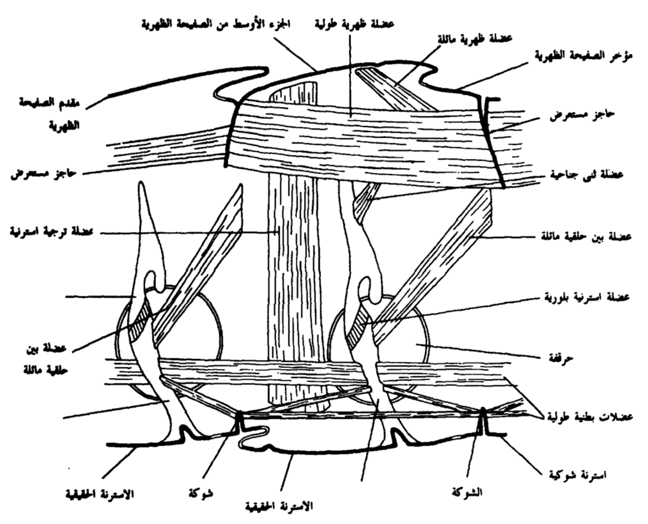


(شكل ٨-٥) أ – منظر جانبى للحلقة الصدرية الأمامية فى حشرة *Perla* (من رتبة Plecoptera) .
ب – رسم تخطيطى يبين منظر جانبى لحلقة نموذجية صدرية تحمل أجنحة (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

أعلى الحرقفة يوجد البروز البلورى الذى يعرف من الخارج بواسطة الأخدود البلورى pleural ويقسم الأخدود الأخير البلورا إلى فوق الاسترنة الأمامية Anterior episternum والإبيميرون Epimeron الخلفى . ويكون البروز البلورى ناميًا بدرجة كبيرة وخاصة فى الحلقات التى تحمل أجنحة حيث يستمر من الناحية الظهرية إلى أن يصل فى الزائدة البلورية الجناحية التى تتمفصل مع الصُّلَيبة الأبطية الثانية فى قاعدة الجناح (شكل ٨-٥ب) .

أمام الزائدة البلورية فى الغشاء عند قاعدة الجناح توجد صُلَيْبة قاعدية أو صليبتان قاعديتان وتكون الصليبة أو الصليبتان منفصلتين عن فوق الاسترنة ، بينما يوجد خلف الزائدة البلورية صُليبة محددة بدرجة واضحة وتسمى الصليبة تحت الجناحية subalar sclerite . وتنغمس العضلات المتعلقة بحركة الأجنحة فى هذه الصُّليبات .

من الناحية النموذجية ، يوجد زوجان من الثغور التنفسية على الصدر ويقعان فى منطقة البلورا يرتبطان بالحلقتين الصدريتين الوسطى والخلفية .



(شكل ٨-٦) العضلات الأساسية (بخلاف عضلات الأرجل) التى توجد فى الحلقة الصدرية الوسطى فى حشرة مجنحة (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) .

يحتل عادة الثغر التنفسى الخاص بالحلقة الصدرية الوسطى مكانا يقع على الحافة الخلفية للبلورا الأمامية Propleuron بينما يتحرك الثغر التنفسى الخاص بالحلقة الصدرية الخلفية فى اتجاه الحلقة الصدرية الوسطى ويكون أصغر حجما . أما الحشرات التابعة لـ Diplura فإنها تستثنى من القاعدة السابقة حيث يوجد عليها ثلاثة أو أربعة أزواج من الثغور التنفسية الصدرية ، فمثلا فى حشرة *Heterojapyx* يوجد زوجان من الثغور التنفسية على الحلقة الصدرية الوسطى ، وزوجان من الثغور التنفسية على الحلقة الصدرية الخلفية .

٨-٢-٤ عضلات الصدر

تسير العضلات الطولية للصدر (كما هو الحال فى البطن) من النتوء قبل الحرقفى إلى النتوء التالى . وعادة يكون نمو هذه العضلات ضعيفا فى اليرقات المتصلبة وفى الحشرات الكاملة للزعاشات ، والحشرات التابعة لرتبة الصراصير وفرس النبى حيث يوجد بهذه الحشرات عضلات خافضة للجناح مباشرة . كما يكون نمو هذه العضلات ضعيفا فى مجاميع الحشرات التابعة لرتبة Siphonoptera . فى جميع الحالات السابقة تعمل هذه العضلات على تداخل حلقة من حلقات الجسم فى الحلقة التى تليها على هيئة حركة تلسكوبية ، بينما تدير العضلات الجانبية الحلقات الواحدة بالنسبة للأخرى . فى الحشرات غير المتصلبة يسبب انقباض العضلات قِصَرْ الحلقة .

فى معظم الحشرات المجنحة تعتبر العضلات الطولية الظهرية العضلات الأساسية الخافضة للجناح وتكون نامية بدرجة قوية جدا (شكل ٨ — ٦) وتسير من حاجز مستعرض إلى الحاجز الذى يليه ولذلك فإن انقباضها يغير من شكل الحلقة . تسير العضلات الطولية البطنية أساسا من نتوء أسترنى إلى النتوء الذى يليه فى الحشرات الكاملة منتجا بعض التداخل التلسكوبى البطنى لحلقات الصدر .

تسير العضلات الظهرية البطنية من الترجة إلى البلورا أو إلى الأسترنة وتختص مبدئيا بدوران أو إنضغاط الحلقة ولكن فى الحشرات المجنحة تعتبر عضلات طيران هامة . فى اليرقات توجد عضلة بين حلقية مائلة وتسير هذه العضلة من النتوء الاسترنى إلى الحافة الأمامية للترجة التالية أو للبلورا التالية ، أما فى الحشرات الكاملة فتوجد عادة هذه العضلة بين حلقة الصدر الأمامية والحلقة الوسطى فقط .

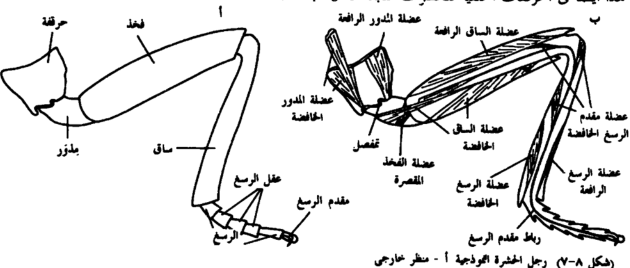
تتعلق باقى عضلات الصدر الهامة بحركة الأرجل وسوف تذكر فى حينها .

٨-٣ الأرجـل Legs

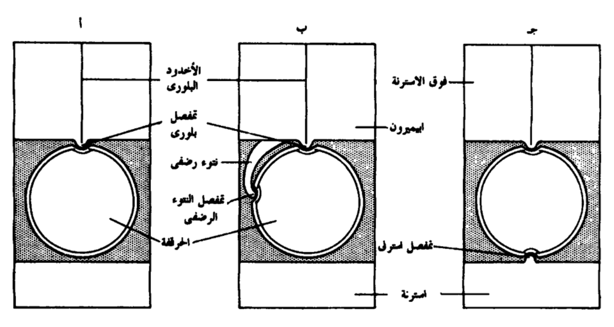
٨-٣-١ التركيب الأساسي

باستثناء اليرقات عديمة الأرجل وقليل من الحشرات الكاملة ، تمتلك جميع الحشرات ثلاثة أزواج من الأرجل ، زوج واحد على كل حلقة من حلقات الصدر . من الناحية النموذجية تتكون الرجل من ستة حلقات أساسية تتمفصل الواحدة مع الأخرى بنتوءات مفصلية أحادية أو ثنائية ترقد فى غشاء يسمى الأدمة Corium . أما الست حلقات التى يتكون منها الرجل فهى الحرقفه Caxa والمِدْوَر Trochanter والفخذ Femur والساق Tibia والرسغ Tarsus ومقدم الرسغ Pretarsus (شكل ٨ — ٧ أ) .

يكون الرسغ عادة على هيئة مخروط عريض الطرف ويتمفصل من الناحية القاعدية بجدار الصدر . قد يوجد تمفصل واحد بالبلورا والتى فيها تكون حركة الحرقفة حرة ، ولكن توجد حالة تمفصل مع النتوء الرُّضَفِى Trochantin . وهذه الحالة تُحَدِّد الحركة بعض الشىء ولكن نظرا لارتباط النتوء الرضفى بمرونة بفوق الاسترنة فإن الحرقفة تظل متحركة نسبيا . وفى بعض الحشرات العليا يوجد تمفصلين أحدهما مع البلورا والثانى مع الاسترنة ويظهران بصورة صلبة ولذلك تتحدد حركة الحرقفة بحيث تدور حول هاتين النقطتين (شكل ٨ ــ ٨ ج) . وفى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تلتحم الحرقفات الخاصة بالأرجل الوسطى والخلفية مع الصدّر ، ويحدث هذا أيضا فى الحرقفات الخلفية للحشرات التابعة لـ Adephaga .

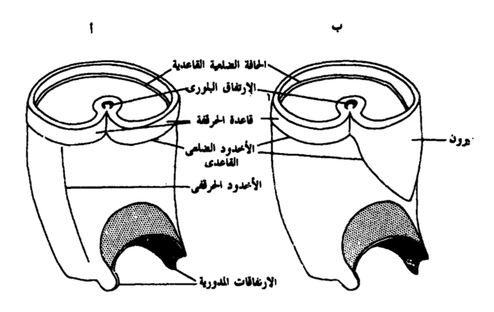


(شكل ٨-٧) رجل الحشرة النموذجية أ - منظر خارجى
ب ــ الترتيب الداخلى ويظهر فيه العضلات الداخلية (عن سنودجراس Snodgrass عام ١٩٢٧) .



(شكل ٨-٨) رسوم تخطيطية تبين النماذج المختلفة للتمفصل الحرقفى مع الصدر ، (عن سنودجراس ١٩٣٥)

يُقَوِّى جزء الحرقفة الذى يحمل التمفصلات غالبا بواسطة نتوء يمكن أن يستدل عليه من الناحية الخارجية بالأخدود الضلعى القاعدى Basicostal الذى يفصل الجزء القاعدى للحرقفة ويحدده (شكل ٨ – ٩أ) . وينقسم الجزء القاعدى للحرقفة إلى جزئين (الأمامى والخلفى) بواسطة نتوء يُقَوِّى التمفصل . ويسمى الجزء الخلفى باسم الميرون Meron ، وتكون كبيرة جدا فى الحشرات التابعة لرتبتى شبكية وحرشفية الأجنحة وفى الحشرات التابعة لرتبتى Mecoptera ، Trichoptera (شكل ٨ – ٩ب) ، بينما تصبح فى الحشرات العليا التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة منفصلة عن الحرقفة وتشكل جزءاً من جدار الصدر .



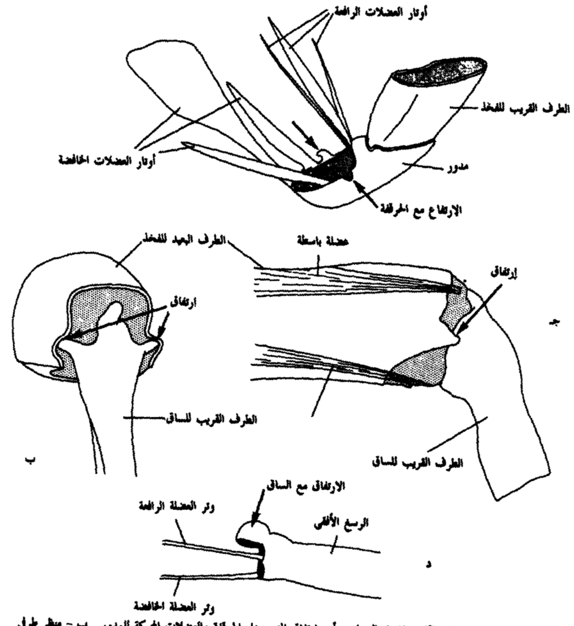
(شكل ٨–٩) منظر خارجى أ – لحرقفة نموذجية لحشرة ، ب – لحرقفة ذات ميرون ضخمة (عن سنودجراس ١٩٣٥)

المِدْور هو حلقة صغيرة له تمفصل ثنائى النتوءات مع الحرقفة ولذلك فإن المدور يمكنه أن يتحرك حركة عمودية فقط (شكل ٨ – ١٠ أ) . فى الرعاشات يوجد مدوران وتظهر هذه الحالة أيضا فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة ولكن فى هذه الحالة الأخيرة يُلاحظ أن المدور الثانى الظاهر يكون فى الحقيقة جزءًا من الفخذ .

يكون الفخذ فى اليرقات صغيرا عادة ، ولكن فى معظم الحشرات الكاملة يكون هو أكبر وأقوى وأمتن جزء من أجزاء الرجل . ويكون الفخذ عادة مثبت تقريبا فى المدور وفى هذه الحالة لاتوجد عضلات لتحركه . ولكن فى بعض الأحيان توجد عضلة واحدة متصلة بالمدور ويكون لها القدرة على انتاج حركة خلفية بسيطة أو انكماش بسيط للفخذ .

الساق هى الجزء الطويل فى الرجل وتتمفصل مع الفخذ برباط ذى نتوئين ولذلك فهى تتحرك فى الاتجاه الرأسى أو العمودى (شكل ٧٠ –١٠ب ، ٨ – ج) . فى معظم الحشرات يكون رأسى الساق منحنيا ولذلك يمكن للساق أن ينثنى للخلف عكس الفخذ (شكل ٨ –٧) .

فى الحشرات التابعة لرتبة ذوات الذنب الشعرى وبعض الحشرات التابعة لرتبة ذوات الذنب القافز ويرقات الحشرات كاملة التطور ويكون الرسغ بسيطا (شكل ٨ - ١١أ) أو قد يلتحم الساق . فى معظم الحشرات ينقسم الرسغ إلى أجزاء (حلقات) تتراوح مابين اثنين إلى خمسة حلقات . وتختلف هذه الحلقات عن الحلقات الحقيقة فى كونها خالية من العضلات ، وتتمفصل العقلة القاعدية (عقلة الرسغ الخلفى) مع النهاية البعيدة للساق بواسطة نتوء مفصلى مفرد (شكل ٨ ــ ١٠ د) ولكن بين عقل الرسغ وبعضها لاتوجد تمفصلات ولكنها ترتبط مع بعضها بواسطة غشاء مرن قابل للثنى وبالتالى فهى حرة الحركة . تخرج العضلات الرافعة والخافضة للرسغ من الساق وتنغمس فى النهاية القريبة من عقلة الرسغ الخلفى .

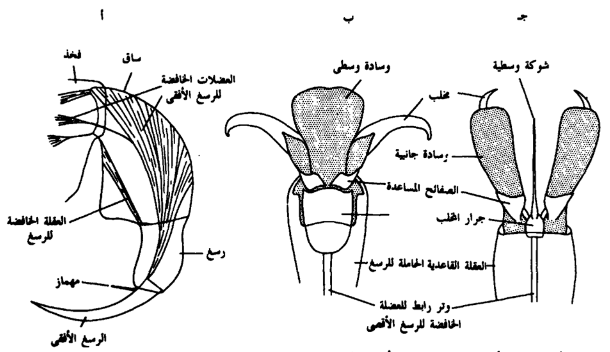


(شكل ٨-١٠) تفاصيل ارتفاقات مفاصل الرجل أ - إرتفاق المدور على الحرقفة والعضلات المحركة للمدور ب - منظر طرف جـ - منظر جانبى د - إرتفاق الرسغ مع الساق (عن سنودجراس ١٩٣٥ ، ١٩٥٢)

يتكون مقدم الرسغ من عقلة واحدة تشبه المخلب فى الحشرات التابعة لرتبة ذوات الذنب الشعرى وبعض الحشرات التابعة لرتبة ذوات الذنب القافز وكثير من يرقات الحشرات كاملة التطور (شكل ٨ - ١١أ) ولكنه فى معظم الحشرات يتكون من قاعدة غشائية تحتوى على فص وسطى يسمى الأروليم Arolium الذى قد يكون غشائيا أو متصلبا جزئيا ، ومن زوج من المخالب التى تتمفصل مع الزائدة الوسطية للعقلة الأخيرة من الرسغ والتى تُسمى حامل المخالب Unguifer . من الناحية البطنية توجد صفيحة قاعدية متصلبة تسمى جرار المخالب Unguiteractor ، وبين هذا الأخير والمخالب توجد صفائح صغيرة تسمى الصفائح المساعدة Auxiliae (شكل ٨ - ١١ب) .

فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تخرج الوسادة الغشائية من قاعدة كل صفيحة مساعدة ، بينما تخرج الشوكة الوسطية من جرار المخالب (شكل ٨ - ١١ج) . ولاتوجد أورليم فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ماعدا عائلة Tipulidae .

يختلف تطور المخالب فعادة تكون متطورة بدرجة كافية تقريبا فى السواد الأعظم من الحشرات ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة Thysanoptera تكون هذه المخالب دقيقة ويُكَوِّنْ مقدم الرسغ أورليم كبيرة تشبه الحوصلة . أما فى مجاميع أخرى من الحشرات فيكون نمو المخالب غير متساو وقد يفشل أحد المخلبين فى النمو والظهور فمثلا فى الحشرات التابعة لرتبة القمل القارض Mallophaga يوجد مخلب واحد فقط فى رجل الحشرة . وسوف توصف عضلات الرجل فى الباب التاسع .



(شكل ٨-١١) أ - الجزء القاعدى لرجل أمامية ليرقة حشرة Trainodes توضح عقلة بدائية من عقل الرسغ .

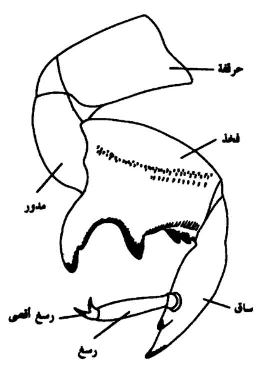
ب - الرسغ الأقصى للصرصور - منظر جانبى .

جـ - الرسغ الأقصى لحشرة زوجية الأجنحة - منظر جانبى (عن تنوال ١٩٦٤ ، سنودجراس ١٩٣٥) .

٨-٣-٢ تحورات النموذج الأساسى

قد تتحور الرجل الأساسية الخاصة بالمشى بطرق مختلفة لتؤدى عدد من الوظائف منها القفز والعوم والحفر والقنص والتنظيف والإطلاق والصوت . وسوف نتناول تحورات الأرجل الخاصة بالقفز والعوم فى الباب التاسع

الحفـــر Digging : تعرف الأرجل المتحورة للحفر فى بعض الحشرات مثل الحفار ، حيث تكون فيه الرجل الأمامية قصيرة وعريضة وتحمل الساق وعقل الرسغ فصوص قوية تستعمل فى الحفر . وفى الخنفساء العقربية يكون الفخذ قصيرا والساق قوية ومسننة ولكن عقل الرسغ تكون عادة ضعيفة التكوين . وفى يرقة السيكادا larval Cicadas التى تحفر حجورًا يكون الفخذ الخاص بالرجل الأمامية كبيرا ومسننا وهو يعتبر العضو الأساسى الخاص بالحفر ، أما الساق القوية فإنها تختص بتفكيك التربة . ينغمس الرسغ من الناحية الظهرية على الساق ويمكن أن ينثنى للخلف . فى اليرقة من العمر الأول يتكون الرسغ من ثلاث حلقات ولكنه يصبح مختزلا فى الأعمار المتقدمة ويمكن أن يختفى تماما .



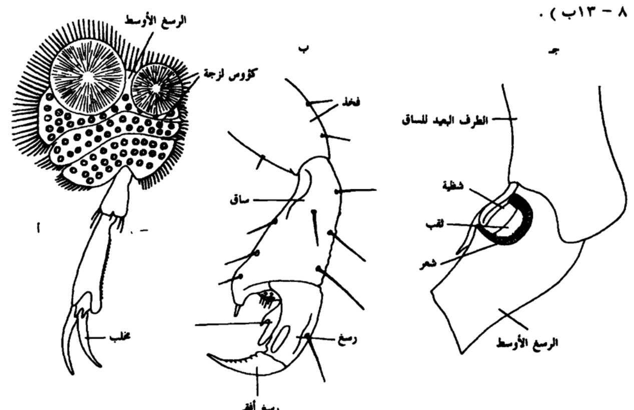
(شكل ٨-١٢) رجل أمامية ليرقة سيكادا (عن برسون ١٩٥١-أ)

القنص Grasping : وجد تحورات الأرجل للقنص فى الحشرات المفترسة . وتتكون الكماشه (الكلابة) عادة بضم الساق على الفخذ ويحدث فى الرجل الأمامية لفرس النبى *Mantids* وفى بعض أنواع البق التابعة لعائلتى Phymatidae ، Nepidae وفى بعض الحشرات التابعة لعائلتى Empididae ، Ephydridae من رتبة ثنائية الأجنحة . وقد

وجد أنه فى بعض الأنواع التابعة لعائلة Empididae تتحور الرجل الوسطى بنفس الطريقة بينما فى حشرة *Bittacus* (التابعة لرتبة Mecoptera) تنثنى عقلة الرسغ الخامسة للخلف على العقلة الرابعة .

يمكن أن تتكيف الأرجل بطرق أخرى ولأغراض أخرى . فمثلًا فى ذكر حشرة *Dytiscus* تكبر عقل الرسغ الثلاثة الأولى فى الرجل الأمامية لتكون قرص دائرى وعلى السطح الداخلى لهذا القرص توجد كؤوس جليدية ذات سيقان وتكون معظم هذه الكؤوس صغيرة جدا ولكن اثنين منها على الرسغ الخلفى يكونا أكبر حجما عن الآخرين (شكل ٨ ــ ١٣ أ) . يتم تفريغ السائل اللزج من غدة فى الرسغ وبذلك يمكن للحشرة أن تلتصق على السطوح التى تقف عليها (ميال Miall عام ١٩٢٢) . وتستعمل الذكور هذه الممصات المفرزة للسائل اللزج فى التعلق بالاناث أثناء التلقيح ويعتبر ذلك هى الوظيفة الأساسية لهذا السائل . وقد يوجد استعمال عرضى آخر لهذا السائل وهو قنص الفريسة . وتوجد ممصات مفرزه للسائل اللزج أيضا فى ذكور بعض الخنافس الأخرى التابعة لعائلات Silphidae, Meloidae, Cicindelidae, Carabidae, Hydrophilidae .

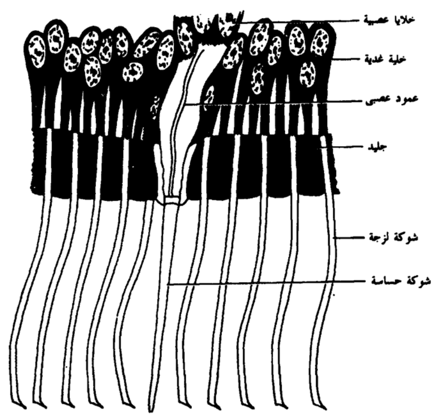
تعتبر القدرة على التعلق هامة أيضا فى الحشرات المتطفلة خارجيا . وعادة مايوجد بهذه الحشرات مخالب نامية بدرجة كبيرة وتكون الأرجل قوية وقصيرة كما فى الحشرات التابعة لعائلة Hippoboscidae وتلك اللتى تتبع رتبة القمل القارض ، الحشرات التابعة لـ Siphunculata . فى مجموعة الحشرات الأخيرة وفى القمل القارض تتكون الرسغ من عقلة واحدة أو عقلتين وغالبا مايوجد مخلب واحد الذى ينثنى للخلف ضد مسقط الساق (شكل ٨ - ١٣ب) .



(شكل ٨-١٣) أ - الرسغ الأمامى لذكر حشرة Dytiscus ب - رجل حشرة Haematopinus (عن Siphunculata)
جـ - عضو التنظيف فى الرجل الأمامية للنحل (عن ميال ١٩٢٢ ، صجوى ١٩٥١-أ ، سنودجراس ١٩٥٦)

فى الحشرات التى تعيش معيشة حرة تستعمل المخالب فى الإمساك بالسطوح الخشنة ، أما إذا كان السطح أملسا فإن الحشرة يمكنها التعلق عليه بواسطة الشعيرات الموجودة على الأروليم أو الوسادة بهذا السطح . فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة توجد وسائد رقيقة خاصة على الجوانب السفلية لعقل الرسغ . أما فى حشرة رودنيس ***Rhodnius*** وبعض الحشرات الأخرى التابعة لعائلة Reduviidae فإنه توجد وسائد التصاق خاصة على النهايات البعيدة للساق فى الرجل الأمامية والرجل الوسطى . وتوجد هذه الوسائد ملتصقة بحوالى خمسة آلاف شوكة التصاقية ولاتخرج من تجويف بالطريقة العادية . تفتح الخلايا الغدية الموجودة فى طبقة البشرة فى هذه الاشواك وتفرغ محتوياتها على قمة هذه الأشواك التى تظهر بصورة متطاولة ومقلمة (شكل ٨ - ١٤) .

تُنتج هذه الغدد افرازا زيتيا الذى يُكون طبقة رقيقة على السطح ، ويُعتقد أن تحلل هذه الطبقة الزيتية يسبب التصاق قمم الاشواك على السطح الذى تمشى عليه الحشرة . وتُستعمل الوسائد الرقيقة عندما تسير الحشرة على السطوح الملساء حيث لاتستطيع المخالب الامساك بهذه السطوح لنعومتها (جيليت، ويجلسورث & Gillett Wigglesworth عام ١٩٣٢) .



(شكل ٨-١٤) قطاع فى عضو الإلتصاق لحشرة Rhoolinius (عن جيليت ، ويجلسورث ١٩٣٢)

التنظيف Grooming : فى بعض الحشرات تتحور الأرجل الأمامية لتصبح أعضاء نظافه . ففى نحل العسل يوجد تجويف قاعدى فى الرسغ الخلفى يَحدُّه شعيرات تشبه الأشواك.أما الشوكة الأساسية فتسمى المهماز حيث يمتد

لأسفل من نهاية الساق وعندما تتمدد عقلة الرسغ الخلفية ضد الساق فإن المهماز يغلق التجويف مكونا حلقة كاملة الاستدارة (شكل ٨ - ١٣ ج) . وتستعمل هذه الحلقة لتنظيف قرن الاستشعار . فى البداية تُقفل حول قاعدة الشمراخ ثم يتم سحب قرن الأستشعار من هذه الحلقة المغلقة فيتم تنظيف السطح الخارجى لقرن الأستشعار بواسطة الشعيرات التى حول التجويف بينما يتم تنظيف السطح الداخلى لقرن الأستشعار بواسطة المهماز (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٦) .

يوجد تركيب مشابه ولكنه أقل تطورا فى الحشرات الأخرى التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة من عائلتى Staphylinidae ، Carabidae .فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة يوجد فص متحرك يسمى المكشطة Strigil على السطح البطنى لساق الرجل الأمامية وتُدَعَّم هذه المكشطة عادة بفرشاة من الشعر ، ويُعتقد أنها تستعمل فى تنظيف قرن الاستشعار ومن الممكن فى تنظيف الخرطوم (من أجزاء الفم) أيضا .

فى النحل تتحور الأرجل الخلفية لجمع حبوب اللقاح من الشعيرات الموجودة على الجسم وتتراكم حبوب اللقاح هذه فى سلة حبوب اللقاح .

اختزال الأرجل Reduction of legs : يحدث بعض الاختزال فى أرجل بعض مجاميع الحشرات ، ففى بعض الحشرات التابعة لفوق عائلة Papilionoidea تكون عقل الرسغ الأمامية مختزلة ، أما فى الحشرات التابعة لعائلة Nymphalidae فتوجد أربعة أرجل من الناحية الوظيفية ، بينما يكون الزوج الأمامى من الأرجل معلقا بصفة دائمة ضد الصدر . أما فى ذكور الحشرات التابعة لعائلة Nymphalidae ، فتفقد الرجل الأمامية الرسغ ومقدم الرسغ تماما بينما يتكون الرسغ فى الإناث من عقل قصيرة جدا . ومن ناحية أخرى تفقد الرجل الخلفية الرسغ فى ذكور حشرة *Hepialus* .

وعادة مايرتبط إختزال الأرجل بعادة إقامة الحشرة فى بيئتها وعدم الهجرة وببعض العادات الأخرى الخاصة مثل إقامتها فى جحور حيث تصبح الأرجل عائقة لهذه الحشرات . فمثلا تعتبر الحشرات التابعة لعائلة Coccidae من الحشرات المقيمة فى البيئة وتتعلق فى بعض الأحيان بالعائل الذى يناسبها بواسطة خرطومها . تُختزل الأرجل فى بعض الأحيان لتصبح على هيئة أشواك بسيطة وقد تختفى فى بعض الأنواع . وبالمثل فإن أنثى الحشرات التابعة لعائلة Psychidae لاتترك مطلقا الأكياس التى تبنيها اليرقات ، وتظهر بها درجات متفاوتة من اختزال الأرجل ؛ فبعض الأنواع تكون عديمة الأرجل تماما . وتغيب الأرجل تماما من إناث الحشرات التابعة لرتبة Sterpsiptera والتى تعيش معيشة متطفلة فى حشرات أخرى .

بغض النظر عن الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ، فإن جميع اليرقات التى تعتبر عديمة الأرجل ترتبط عادة بطرق مختلفة لحياتها . فتوجد نزعة فقدان الأرجل فى يرقات ناخرات الأوراق التابعة لرتبتى حرشفية الأجنحة ولفوق عائلة Tenthredinoidea (انظر هيرنغ Hering عام ١٩٥١) . كما تصبح اليرقات المتطفلة التابعة لرتبتى غشائية الأجنحة و Strepsiptera عديمة الأرجل بينما تختزل بدرجة كبيرة أرجل الحشرات التابعة لعائلة Meloidae . وأخيرا فقد وجد فى الحشرات الاجتماعية وشبه الأجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة والتى تُطعم اليرقات فيها بواسطة الآباء تصبح ظاهرة عدم وجود الأرجل فيها قاعدة .

الفصــل التاســع

التحرك

LOCOMOTION

يعتبر التحرك فى بعض مراحل حياة الحيوان صفة مميزة لكل الحيوانات ، حيث يجب أن تتحرك للتزاوج وللتشتت ، وفى كثير من الحالات لتبحث عن الغذاء . ويرجع نجاحها (كحيوانات أرضية) جزئياً إلى درجتها العالية فى الحركة التى تنتج من قوة طيرانها ولكن الحركات الموضعية مثل المشى والعوم تعتبر أيضاً هامة . بعض الحشرات تتحرك على سطح الأرض إما بالجرى أو بالوثب وتأتى القوة الخاصة بهذه الحركات من الأرجل . وتتحرك الأرجل حركات تتابعية والتى تختلف باختلاف السرعات بهدف الحفاظ دائماً على ثبات الحشرة ، ويتضمن تناسق هذه الحركات وجود آليات مركزية وتعتبر الانعكاسات الحلقية أيضاً هامة فى هذا التناسق .

يمكن للأرجل أن تؤدى وظيفتها بهذه الطريقة عندما يكون الجليد متصلباً ، أما فى الحشرات ذات جدار الجسم الرخو مثل اليرقات فإن العضلات تعمل ضد الجدار الهيدروستاتيكى ويتم المحافظة عليه بواسطة الضغط الانتفاخى للهيمولمف . وتزحف هذه الحشرات بامتداد الجسم للأمام وينتج عن ذلك رفع مقدم الجسم ثم تسحب الحشرة باقى جسمها . ولبعض الحشرات زوائد بطنية تساعدها على الزحف .

تستعمل الحشرات المائية أرجلها أيضاً فى الحركة ولذلك تتحور الأرجل للعوم لتُعَرِّض أقصى مساحة لقوة التجديف الأمامى وأقل مساحة للتجديف الخلفى ، أما التحورات الأخرى فإنها تعمل على أقصى اندفاع للتجديف الخلفى وتكون المحصلة النهائية سباحة الحشرة فى الإتجاه الأمامى . تتحرك اليرقات المائية عديمة الأرجل التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة بواسطة الانثناء الجانبى لكل الجسم وتستعمل يرقات Anisoptera طريقة الإندفاع النافورى .

٩-١ المشى Walking

٩-١-١ حركة الأرجل

عند وصف حركات الأرجل سوف تستعمل المصطلحات التالية (هويس Hughes عام ١٩٥٢) .

الإطالة (**Protraction**) : هى الحركة الكاملة للأمام لكل الرجل بالنسبة لتمفصلها مع الجسم .

الارتقاء (**Promotion**) : هى حركة الحرقفة وينتج عنها الإطالة .

الانكماش (**Retraction**) : هى الحركة الخلفية للرجل بين الوقت الذى تحط فيه على الأرجل ووقت ارتفاعها .

الإزالة (Remotion) : هى الحركة المماثلة للحرقفة

التقريب (Adduction) : هى حركة الحرقفة فى اتجاه الجسم .

الإبعاد (Abduction) : هى حركة الحرقفة إلى الأمام من الجسم .

الارتفاع (Levation) : هو ارتفاع الرجل أو جزء منها (والإرتفاع جزء من اطالة) .

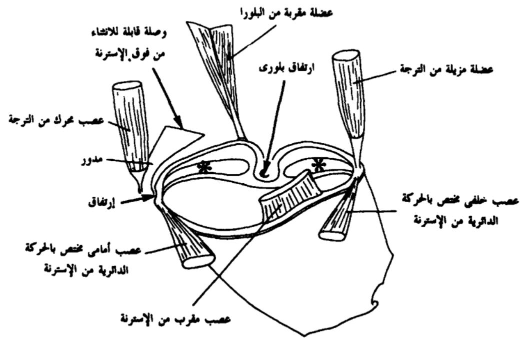
الإنخفاض (Depression) : هو انخفاض الرجل أو جزء منها .

ومصطلحا الإرتفاع والانخفاض يتغيران فيما بينهما إلى حد ما مع :

البسط Extention : هو زيادة فى الزاوية المحصورة بين عقلتين من عُقَل الرجل .

الثنى Flexion : هو قلة الزاوية المحصورة بين عقلتين من عقل الرجل . تقع العضلات التى تُنتج هذه الحركات فى مجموعتين : مجموعة العضلات الخارجية التى تتواجد على المحيط الداخلى للرجل ، ومجموعة العضلات التى تليها . وتتحرك الحرقفة بواسطة العضلات الخارجية التى تنبع من الصدر . ويمكن ملاحظة التوزيع النموذجى للعضلات فى شكل (٩ — ١) والذى فيه تنبع عضلات الارتقاء والإزالة من الترجة وعضلات التقريب والإبعاد من البلورا والإسترنة وعضلات الإنكماش من الاسترنة أيضاً . وقد تختلف وظيفة العضلات ويعتمد ذلك على نشاط باقى العضلات وكذلك على نوع التمفصل . فى نحل العسل الذى يوجد به تمفصلات بلورية جامدة وإسترنية تغيب عضلات الإرتقاء والإزالة من الترجة .

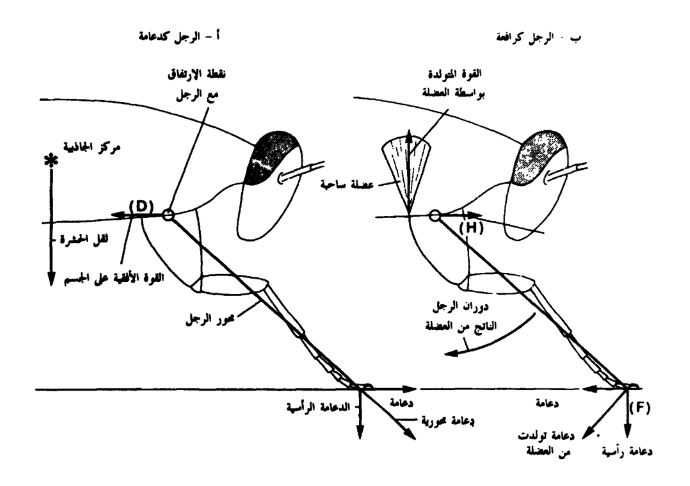
فى حلقات الصدر المجنح ، تسير عضلات (الموضحة بالنجوم فى شكل ٩-١) من الحرقفات إلى الصُلَيْبات القاعدية وتحت الجناحين ، وتختص هذه العضلات بحركات الجناح .



(شكل ٩-١) منظر داخلى للحرقفة توضح العضلات الباسطة للرجل والتى تحركها العضلات التى تخرج من النقاط الموضحة بالنجوم والتى تتصل بقاعدة الجناح مأخوذة عن سنودجراس ١٩٣٥

تظهر العضلات الداخلية للرجل بصورة أكثر بساطة من عضلات الحرقفة وهى من الناحية النموذجية تتكون من أزواج من العضلات المتعاكسة أو المتضادة فى كل عقلة (شكل ٨-٧ب) . ففى الصرصور الأمريكى (رتبة الصراصير وفرس النبى) يوجد ثلاث عضلات انخفاض ، اثنتين تنشأ من الحرقفة بينما تنبع العضلة الثالثة من النتوء البلورى ومن الترجة . يرتبط الفخذ عادة مع الحرقفة بدون حركة ولكن يتحرك الساق بواسطة عضلات البسط والثنى التى تخرج من الفخذ وتنغمس فى الأربطة العضلية من الغشاء عند قاعدة الساق . وتخرج عضلات الإرتفاع والانخفاض الخاصة بالرسغ وتنغمس فى قمة الرسغ الخلفى ولكن لا توجد عضلات داخل الرسغ لتحرك عُقَلِهِ .

ومن الصفات المميزة للحشرات وجود عضلة انخفاض فى مقدم الرسغ ولكن لا توجد عضلة رافعة . وتتشكل ألياف عضلة الانخفاض من مجاميع صغيرة فى الفخذ والساق التى تنغمس فى الرباط العضلى الطويل الذى ينبع من الصفيحة الخبية . وينتج ارتفاع مقدم الرسغ من ليونة أجزائه القاعدية .

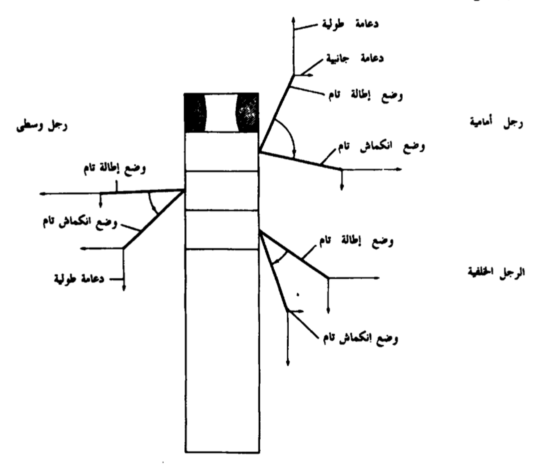


(شكل ٩-٢) رسم توضيحى للرجل أثناء عملها كدعامة

٩-١-٢ آلية المشى

تنبع القوى التى تعمل على الجسم لتنتج تحركه من طرق مختلفة خاصة بنشاطات الأرجل .

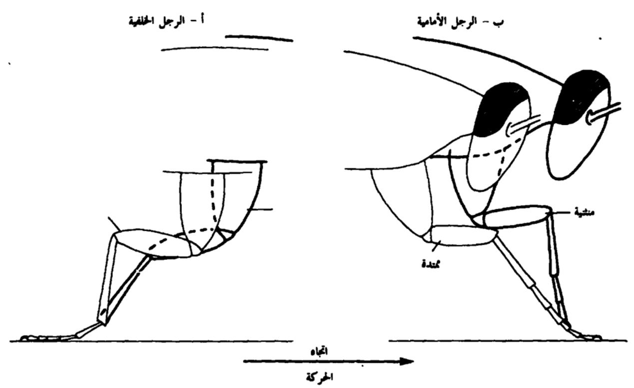
تعمل الرِّجل كدعامة للقوى التى تؤثر لأسفل ويعتمد ذلك على زاوية ميلها بالنسبة للجسم وعلى وزن الحشرة (شكل ٩-٢أ) . وتبذل الرجل قوى مساوية ومضادة على الجسم . أما القوة التى تؤثر أسفل الرجل فإنه يمكن تحليلها إلى مُكَوِّنين . قوة رأسية وقوة أفقية ، ونظراً لأن الرجل تمتد للخارج بجانب الجسم فإن القوة يمكن تحليلها إلى مُكَوِّنين أحدهما طولى والآخر عرضى (شكل ٩-٣) . ويختلف الحجم النسبى للمكونين الطولى والعرضى حسب وضع الرجل (شكل ٩-٣) . ففى هذا الشكل التخطيطى يُفترض أن ثلاثة أرجل فقط تكون على الأرض ومن الواضح أنه فى معظم الحركات يكون التأثير الدعامى للرجل الأمامية هو تأخير الحركة الأمامية بينما يكون هذا التأثير بالنسبة للرجل الوسطى والرجل الخلفية هو تعزيز الحركة الأمامية . وعندما تتوازن كل القوى الطولية والجانبية الواحدة مع الأخرى فإنها سوف لا تتحرك ولكن عندما لا تتوازن القوى فإن الجسم يُزاحِ نتيجة اختلال مركز الثِّقَل .



(شكل ٩-٣) رسم توضيحى يبين أوضاع الأرجل وهى تشكل دعامة مثلثية نموذجية عند الاستطالة القصوى والانكماش الأقصى ، جنباً إلى جنب مع المكونات الطولية والجانبية لأثر الدعامة الأفقية عندما ترسو الأرجل على الأرض فى ذلك الحين القوى المؤثرة على الجسم سوف تكون إذاً فلا الاتجاهات المضادة .

يمكن للرجل أيضاً أن تعمل كرافعة حيث تعمل كقضيب يقع عليه الشغل الخارجي وبالتالى تدور الرجل حول محور الارتكاز . وينتج هذا التأثير بواسطة العضلات الخارجية التى تُحرِّك الرجل بالنسبة للجسم وبالتالى ترفع الجسم إلى الأمام . (شكل ٩-٢ب) .

وعلى كل حال فإن الرجل ليست دعامة أو قضيب متصلب بسيط ولكنها تحتوى على عضلات داخلية أيضاً التى يمكن أن تبذل قوى على الجسم بواسطة بسط وثنى الرجل . وعندما تمتد الرجل للأمام فإن ثنى الروابط تسبب دفع الجسم للأمام (شكل ٩-٤ب) ، بينما فى الرجل المتجهة للخلف تعمل استقامة الروابط على دفع الجسم إلى الأمام (شكل ٩-٤أ)



(شكل ٩-٤) رسم توضيحى يبين أثر التمدد والثنى على مفاصل الحرقفة - المدور والفخذ - الساق ونتيجة ذلك على حركة الجسم ، بينما يظل القدم ثابتا
أ - تمدد الرجل الخلفية بدفع الجسم إلى الأمام
ب - إنكماش الرجل الخلفية بدفع الجسم إلى الأمام .

عندما يبدأ الصرصور الأمريكى فى الحركة فإن الرجل الأمامية تمتد تماماً ويرجع ذلك إلى النهاية العظمى لإرتقاء الحرقفة ولبسط جميع عقل الرجل . فى هذه المرحلة تبذل الرجل فعلًا دعاميًّا يؤخر الحركة الأمامية . ويبدأ الإنكماش بواسطة الإزالة للحرقفة وينتج عن ذلك تأثير رافع يسحب الحشرة للأمام ، ويمكن أن يضاف تأثير آخر عن طريق ثنى المِدْوُر على الحرقفة والساق على الفخذ . وتستمر هذه الحالة حتى تكون الرجل بالزاوية الصحيحة على طول محور جسم الحشرة . وعندما تصل إلى هذا الوضع فإنها تبذل تأثيراً دعاميًّا بمساعدة ثنى الرجل وبالتالى تندفع الحشرة للأمام .

أثناء الإطالة فإن الرجل ترتفع وتنثنى وبالتالى لا تبذل قوى على الجسم . ويحتمل أن تبدأ العضلة الخاصة بالإرتقاء فى عملية الإنقباض قبل أن يستكمل الانكماش وبالتالى فإن التغير من الانكماش إلى الإطالة يكون هادئاً . وعند تأرجح الرجل للأمام فإنها تمتد مرة أخرى وبالتالى فإنه فى كل دورة حركة يوجد مظهران للعضلات الداخلية هما الإنقباض والإنبساط بينما تنقبض وتبسط العضلات الخارجية مرة واحدة .

يوجد رسغ الأرجل الوسطى والخلفية دائماً على الأرض خلف حرقفاتها وبالتالى فإن تأثيرها الدعامى الطولى يساعد دائماً الحركة الأمامية (شكل ٩-٣) ، وتشتق القوى الرئيسية الدافعة لكلا الزوجين من الأرجل من بسط المرور على الحرقفة ومن بسط الساق على الفخذ فتندفع الحشرة للأمام .

وتكون القوى الطولية الناتجة عن هذه الحركات غالباً مثل تلك التى تدفع الحشرة للأمام . وفى نفس الوقت تنتج قوى جانبية وعندما تكون الرجل الأمامية اليمنى على الأرض مثلاً فإنها تدفع الرأس إلى الجهة اليسرى ويتوازن ذلك جزئياً بواسطة باقى الأرجل ولكن هناك أيضاً بعض النزاعات الخاصة بالحشرات والتى تدفع الرأس من جانب إلى آخر أثناء الحركة (أنظر هويس Hughes عام ١٩٥٢) .

وقد درس هذا الموضوع تفصيلياً على الصرصور الأمريكى ومن المحتمل أن تكون حركات الأرجل والقوى المسببة للمشى فى الصرصور تشابه إلى حد كبير ما يحدث فى الحشرات الأخرى .

٩-١-٣ أشكال حركة الرجل

عندما تمشى حشرة ما فإن أرجلها تتحرك فى تتابع محدد وفق قاعدتين عامتين : الأولى لا ترتفع أى رجل إلى أن تكون الرجل التى خلفها فى وضع مدعم والثانية تكون حركات الرجلين لكل حلقة متعاقبة ومتبادلة .

يعتمد شكل حركات الأرجل وعدد الأرجل على الأرض فى أى وقت على الفترات النسبية للإطالة عندما تكون فى الهواء والإنكماش عندما تكون على الأرض . وتحدث التغيرات فى الشكل تلقائياً ويعقب ذلك تغيرات فى الفترات النسبية للإطالة والإنكماش . فعلى السرعات البطيئة يكون زمن الإنكماش أطول بالنسبة للإطالة وبالتالى يكون : الإطالة / الانكماش تكون منخفضة ، حيث تكون الإطالة / الانكماش = ٠,٣١ للصرصور الشرقى (من رتبة الصراصير وفرس النبى) الذى يتحرك بمعدل ٣,٢ سم/ثانية وعلى سرعات أكثر انخفاضاً تصبح هذه القيمة أقل . تحت هذه الظروف تكون معظم الأرجل على الأرض معظم الوقت وإطالة الأرجل تكون منفردة فى تتابع م٣ م١، س٣ س٢ س١ م٢ ... إلى آخره (حيث م تعنى اليمنى (R) ، س تعنى اليسرى (L) ، ١ ، ٢ ، ٣ تعنى الأرجل الأمامية والوسطى والخلفية على الترتيب) (شكلا ٩ ــ ٥ أ ، ٩ ــ ٦ أ) .

وعندما تزداد السرعة يصبح زمن الانكماش أقل نسبياً و الإطالة / الانكماش تقترب من الواحد الصحيح ، وعندما تصل هذه النسبة إلى الواحد الصحيح تظل ثلاثة أرجل هى الرِّجلان الأمامية والخلفية لجانب

واحد والرجل الوسطى للجانب المقابل ، وبين هذه الأرجل يتكون مثلث التدعيم . وعندما تستطيل هذه الأرجل فإن الثلاثة الأخرى تنكمش والعكس صحيح فى تتابع كالآتى

م١ س١ م١
س٢ م٢ س٢ ... إلى آخره
م٣ س٣ م٣

$\frac{1}{5}$ = زمن الإطالة / زمن الانكماش أ

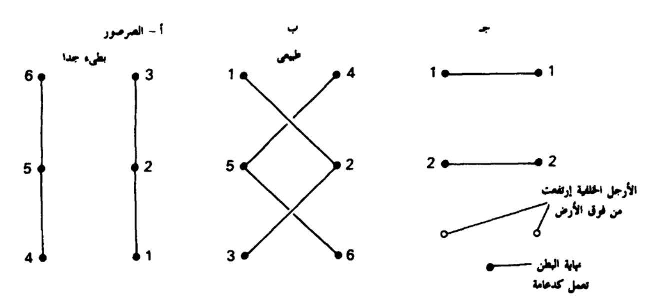
$\frac{1}{1}$ = زمن الإطالة / زمن الانكماش ب

يسرى ١ — L1
يمنى ١ — R1
يسرى ٢ — L2
يمنى ٢ — R2
يسرى ٣ — L3
يمنى ٣ — R3

تتابع الخطى R1L3L2 L1R3R2 R1L3L2 L1R3R2 R1L3L2

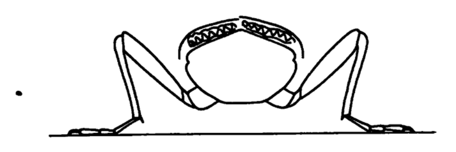
L1	R1	L1	R1	L1
R2	L2	R2	L2	R2
L3	R3	L3	R3	L3

(شكل ٩-٥) رسم توضيحى يبين ترتيب الأرجل فى أزمان إطالة مفتوحة : سرعات إطالة متدرجة توضح الخطوط الثقيلة سحب الأرجل فوق الأرض ، الخطوط الرفيعة توضح إرتفاع الأرجل من فوق الأرض إلى الهواء



(شكل ٩-٦) رسم توضيحى يبين القدم حال رفعها أ - فى الصرصور فى حالة السرعة البطيئة للغاية ب - فى الصرصور ومعظم الحشرات الأخرى فى حالة السرعة البطيئة جـ - فى حشرة Tropadopo عند السرعة العالية . تدل الأعداد على تتابع الخطى

(شكل ٩-٥ب) ، وبالتالى تصبح الحشرة مدعمة بمثلثات متبادلة من الأرجل . ويحدث ذلك فى حشرة Carausius ، ولكن فى الصرصور الأمريكى لا يحدث إطالة لأرجل مثلث واحد فى وقت واحد ولكن تتبع الواحدة الأخرى فى تعاقب سريع (شكل ٩-٦ب) وشكل الحركة هذا الذى يكون على أساس المثلثات المتبادلة المدعمة هو أكثر الأشكال انتشاراً فى الحشرات . ولا يكون للحشرة أقل من ثلاثة أرجل على الأرض أبداً ويمكنها أن تقف عند أى نقطة بدون أن تفقد ثباتها حيث تضم الثلاثة أرجل المحور الرأسى لمركز الثقل . ويُعَزِّز الثبات بالحقيقة التى تتضمن أن الجسم يكون متدلياً بين الأرجل وبالتالى يكون مركز الثقل منخفضاً (شكل ٩-٧)



(شكل ٩-٧) قطاع عرضى فى الصدر الأوسط لحشرة Forficula (جلدية الأجنحة) يبين الجسم وهو معلق بين الأرجل (عن مانتون ١٩٥٣)

تحدث أشكال أخرى للحركة ، ففى حشرة *Petrobius* (من السمك الفضى) تتحرك رِجْلَىْ الحلقة الواحدة مع بعضها وينطبق ذلك أيضاً على النطاط Tropidopola . وهذه الحشرة تستخدم أربعة أرجل هى الزوجان الأماميان من الأرجل بينما يزيد الطرف المستدق للبطن عملية التدعيم الإضافية (شكل ٩-٦جـ) . وعند السرعات العالية تتحرك الأرجل بتتابع س١ س٢ س١ م١ م٢ م١ ..... إلى آخره ، أما عند السرعات المنخفضة فإن هذا النطاط يستخدم أيضاً أربعة أرجل هى الزوجان الخلفيان ولكن تتابع الخطوات يكون كالآتى :

س٣ س٢ م٢ س٣ ... الخ أو س٣ س٢ س٣
م٢ م٣ م٢ ... الخ

تختلف سرعة الحركة إختلافاً كبيراً من حشرة إلى أخرى ولكنها عموماً تكون عالية عند ارتفاع درجة الحرارة . فعلى درجة حرارة ٢٥°م يتحرك الصرصور الأمريكى بمعدل ٧٠ سم/ ثانية بسرعات قصوى تصل إلى ١٣٠ سم/ ثانية (انظر هويس Hughes عام ١٩٦٥-أ).تعتمد السرعة أيضاً على الحجم لأن الحشرات ذات الأرجل الطويلة يمكن أن تأخذ خطوات طويلة وبالتالى تقطع مسافات أطول من الحشرات الصغيرة الحجم ، فقد وجد أن حورية الصرصور الألمانى فى العمر الأول تتحرك بمعدل حوالى ٣ سم/ ثانية بينما تصل سرعة الحشرات الكاملة إلى حوالى ٢٠ سم/ ثانية .

٩-١-٤ تناسق حركات الأرجل

يتحكم فى حركات الأرجل الجهاز العصبى المركزى والتغذية الاسترجاعية من المستقبلات الذاتية الموجودة بالرجل . وتمارس التراكيب العصبية الموجودة بالرأس (والتى تتأثر بأعضاء الحس المحيطية) جميع عمليات التحكم من تنشيط وتنبيه ، ولكن حركات رجل واحدة قد تعتمد على نظام الإنعكاس انقباضى للعضلات الخافضة بينما لمس الجانب الأعلى من الرجل يُنتج انعكاس رافع . وإثارة مجموعة من العضلات يثبط التنبيه العصبى للعضلات المضادة ولكن إذا كانت الإثارة قوية فإن إزالتها تتلاحق بواسطة ذروة حادة (تسمى التأثير الارتدادى Reboung effect) من انطلاق التأثير العصبى إلى العضلات المضادة ويؤدى ذلك إلى انقباض هذه العضلات . وبذلك يمكن القول إن تنبيه عضلة واحدة يمكن أن يؤدى إلى انقباض العضلات المضادة لها وإذا كانت الطاقة التى تزود بها العضلة قوية بدرجة كافية فإنه يمكن المحافظة على التبادل (برينجل Pringle عام ١٩٤٠) . ويلاحظ أن معدل رد الفعل للشعيرات الحسية وسرعة النقل خلال الإنعكاس العصبى يكونان كافيين لحدوث أسرع حركات للأرجل التى تشاهد عند الجرى . لذلك فإنه فى الغالب تلعب الإنعكاسات العصبية دوراً فى التحكم فى حركات الأرجل ولو أنه يمكن الهيمنة والسيطرة عليها عن طريق مردودات عصبية أقوى من مصادر أخرى (ويلسون Wilson عام ١٩٦٥–أ) .

يحدث بعض التثبيط الإنعكاسى فى عضلات الرجل الموجودة على الجانب المقابل ، فمثلاً تنبيه العضلات الخافضة الموجودة فى جانب تثبط انطلاق التنبيه للعضلات الخافضة الموجودة فى الجانب المقابل لنفس الحلقة .

ومن الواضح أنه يوجد أيضاً تنسيق بين الحلقات للمحافظة على الخطوات والتحكم الزمنى ، وقد يتضمن ذلك الانعكاسات بين الحلقية ولكن توجد أدلة قليلة وغير مؤكدة على وجودها .

٩-٢ القفز Jumping

عادة يلزم للقفز حدوث بعض التحورات فى الأرجل الخلفية كما فى الحشرات التابعة لرتب مستقيمة ومتحانسة الأجنحة والبراغيث ، ولكن تحدث آليات أخرى فى الكولمبولا والحشرات التابعة لعائلة *Elateridae* وحشرة *Piophila* (من رتبة ثنائية الأجنحة) . وفى معظم الحالات يعتبر القفز شكلًا من رد الفعل الفرارى أو الهروبى ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة فإنه بالإضافة إلى رد الفعل الهروبى قد تستعمل الحشرة القفزات القصيرة كطريقة عادية لتقدمها .

٩-٢-١ القفز بالأرجل

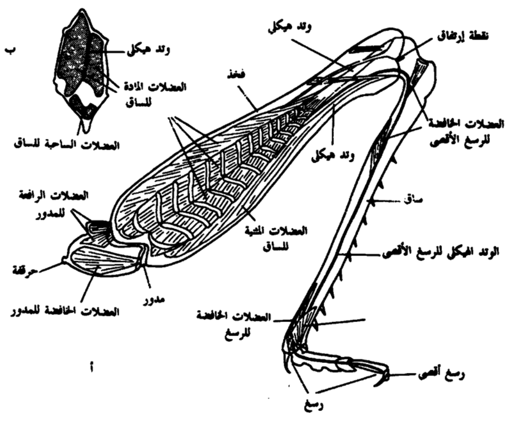
الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة والخنافس القافزة

فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة وفى الخنافس البرغوثية وحشرة Orchestes يكون فخذ الأرجل الحلقية طويلة جداً ويأوى عضلات الساق القوية الباسطة (الرافعة) التى تتكون فى رتبة مستقيمة الأجنحة من كتلتين كبيرتين من الألياف العضلية التى تنشأ بشكل مائل من جدار الفخذ وتنغمس فى أبوديم طويل ومفلطح (شكل ٩–٨) . وينتج القفز فى هذه الحالة من الاستقامة المفاجئة للرباط الفخذى – الساقى حيث تمتد الساق الطويلة أيضاً .

ويمكن لحوريات العمر الخامس من الجراد التابع لجنس **Locusta** أن تقفز قفزات طويلة قد تصل إلى ٧٠ سم وعلى ارتفاع حوالى ٣٠ سم . وتزداد القوة اللازمة بواسطة البسط المفاجيء لساق الأرجل الخلفية والتى تنثنى عند الراحة تحت الفخذ .

وقبل القفز ، ترفع الجرادة الجزء الأمامى من الجسم ثم تثنى الرباط الفخذى – الساق ، وتتحرك فخذ الأرجل الخلفية للأمام وتنبسط ساق كلا الجانبين فجأة لتدفع الحشرة ضد الجاذبية الأرضية لأعلى وتقذفها فى الهواء (شكل ٩–٩) .

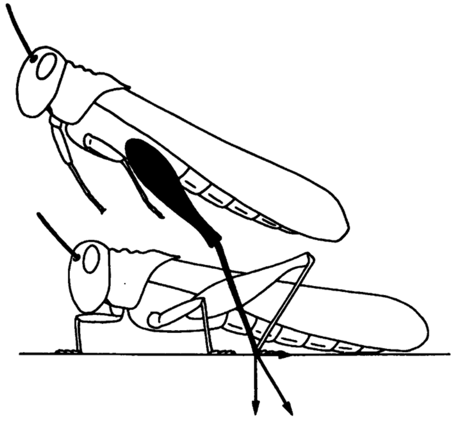
تأتى القوة اللازمة لهذه الحركة من عضلات الساق الباسطة التى تحتل الفخذ . وحيث أن هذه العضلات تتكون من مجاميع ألياف قصيرة تنغمس بصورة مائلة فى الأبوديم (شكل ٩ ــ ٨) ، فإن لها مساحة مقطع عرضى كبيرة وبالتالى تكون قوية جداً وتبذل أقصى ضغط على الأبوديم الذى يصل إلى أكبر من ٨٠٠ جرام.وينغمس الأبوديم فى الساق أعلى تمفصله مع الفخذ (شكل ٩ ــ ٨ أ) وبالتالى فإنه فى نقل الحركة للرسغ يوجد تأثير رافع واضح .



(شكل ٩–٨) رجل خلفية لنطاط تين · أ – التعضيل ب – قطاع عرضى فى الفخذ (عن سنودجراس ١٩٣٥)

وبسبب طبيعة الرباط تكون نسبة الرفع ١ : ٦٠ فى الوضعين البسط التام والثنى التام، وتنخفض هذه النسبة إلى ١ : ٣٥ فى حالة الساق المنبسطة نصف انبساط . وقد وجد أن كل رجل تبذل ضغطاً يقدر بحوالى ٢٠ جم ضد الأرض عندما يكون وزن الحشرة حوالى ١,٥ جم فى الهواء .

وتقدر سرعة الشروع فى الطيران المقاسة فى الحشرة الكاملة للجراد التى تزن ٣ جرام بمقدار ٣٤٠ سم/ ثانية وهذه السرعة يمكن تحليلها إلى مكوناتها الرأسية والأفقية التى ستحدد طول وارتفاع القفزة (شكل ٩-٩) . ويزداد الارتفاع بزاوية الشروع فى الطيران التى تصل عادة إلى حوالى ٦٠° وبالمسافة التى خلالها تتحرك الأرجل . وقد ذكر هويل (عام ١٩٥٥) أنه كلما إزداد وزن جسم الحشرة قل ارتفاعها أثناء القفز .



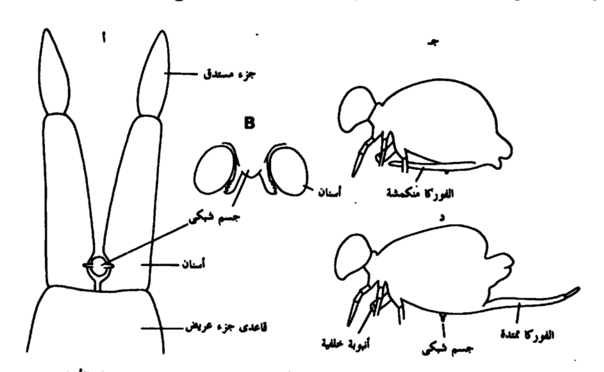
(شكل ٩-٩) رسم توضيحى لجرادة تقفز ، موضح بها الدعامة المتولدة من الرجل الخلفية ومكوناتها الرأسية والأفقية .

الحشرات التابعة لرتبة متجانسة الأجنحة Homoptera فى الحشرات متجانسة الأجنحة والتابعة لعائلات *Cercopidae* ، *Jassidae* ، *Membracidae* ، ينتج القفز من دوران الرجل على الرباط الحرقفى - المِدْوَرى . أما فى الحشرات التابعة لعائلة *Psyllidae* فإن الحرقفة تلتحم مع الصدر ويتغير التمفصلات المِدْورية لكى تحمل الفخذ فى وضع موازى للجذع .

الحشرات التابعة لرتبة البراغيث العضلات المنتجة للقفز فى البراغيث هى عضلات الفخذ التى تخرج من الصدر . وتنغمس هذه العضلات بالنسبة لنقطة تمفصل الرجل مع الصدر وبالتالى تسحبها ضد وضع الوسادة بدون دورانها . ويكون هذا النظام فى توازن غير ثابت وتسبب بعض الحركات الجانبية للعضلة اهتزاز الفخذ الفجائى لأسفل وبالتالى تندفع الحشرة فى الهواء (بينيت - كلارك ، ليوس Bennet-Clark & Lucey) .

٩-٢-٢ آليات القفز دون استخدام الأرجل

تقفز الكولمبولا باستخدام زوائد بطنية متحورة . ويخرج تركيب من النهاية الخلفية للحلقة البطنية الرابعة يُسمَى الذنب الذى يتكون من جزء قاعدى يحمل زوج من الفروع،كل فرع يتكون من جزئين جزء قريب عريض وجزء بعيد مستدق (شكل ٩-١٠) يمكن أن ينثنى الذيل للأمام ويشتبك أسفل البطن بواسطة الجسم الشبكى Retina culum على الحافة الخلفية للحلقة الثالثة (شكل ٩-١٠جـ) . وينتج القفز من تحرير الذيل المفاجىء ويلى ذلك حدوث ضغط على قاعدته وبالتالى ينطلق الذيل إلى الخلف بسرعة كبيرة فتندفع الحشرة فى الهواء .



(شكل ٩-١٠) القفز فى كولمبولا أ - الفوركا والجسم الشبكى كما ترى من أسفل ب - رسم توضيحى للجسم وهو ضحك الأسنان . جـ - رسوم توضيحية لكولمبولا والفوركا د - أوضاع الإنثناء والتمدد .

من المحتمل ألا تكون آلية انبساط الذيل واحدة فى جميع الكولمبولا . ففى الحشرات التابعة لعائلة *Entomobryidae* توجد عضلات باسطة قوية تنشأ من ترجة الحلقة البطنية الرابعة ومن المحتمل أن تولد هذه الحشرات الضغط اللازم لانبساط الذيل . أما فى الحشرات التابعة لعائلتى *Tomoceridae* ، *Isotomidae* فإن هذه العضلات لا تكون نامية

بدرجة كبيرة وينشأ الضغط من مرونة الجليد ويلي ذلك انحرافه نتيجة ثني الذيل . وفي حشرة **Allacma** مثلا يسترد الذيل قوته من عضلات الثني التي تُسبِّب انحراف الجليد أسفل الجزء القاعدي وبالتالي يقع الذيل تحت ضغط . فإذا ما اشتبك الذيل في الجسم الشبكي فإن جميع العضلات تصبح منبسطة أما عند تحريره من الجسم الشبكي فإنه يرتد للخلف ويأخذ شكله الطبيعي مرة أخرى (دنيس Danis عام ١٩٤٩) .

الحشرات الأخرى : يحدث القفز الناتج عن التحرير المفاجيء للضغط السابق بيانه في الحشرات التابعة لعائلة *Elateridae* واليرقات المختلفة التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . وتقفز الحشرات التابعة للعائلة السابقة إذا التوت (انثنت) على ظهورها ويستخدم القفز في وصول الحشرة إلى المكان الذي تريده . في البداية تحني الحشرة ظهرها بين الحلقة الصدرية الأمامية والحلقة الوسطى وبالتالي تُدَعَّم الحشرة من الأمام بواسطة حلقة الصدر الأمامية ومن الخلف بواسطة الأجنحة الغمدية مع ارتفاع وسط الجسم ويكون الانقباض العضلي متساويًا . ونتيجة استقامة حلقة الصدر الأمامية بالنسبة لحلقة الصدر الوسطى تندفع الحشرة في الهواء ولا يوجد تحكم في اتجاهها أثناء الطيران ولكنها في بعض الأحيان تهبط على أرجلها .

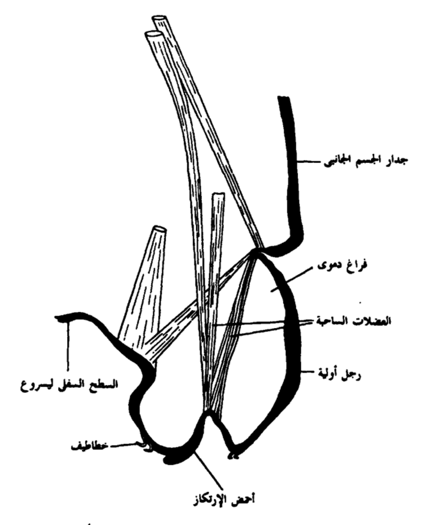
تعيش يرقة *Piophila* (من رتبة ثنائية الأجنحة) . في الجبن ، وعندما تصل إلى العمر اليرقي الأخير فإنها تصبح قادرة على القفز ويتم ذلك بثني الرأس أسفل بطنها وبالتالي تدخل الفكوك العليا في ثنيه عرضية بالقرب من الثغور التنفسية الخلفية ، وتنقبض العضلات الطولية الموجودة على الجانب الخارجي للعقدة وينشأ عن ذلك ضغطاً إلى أن تحرر الفكوك العليا فجأة فتندفع اليرقة في قفزات مستقيمة في الهواء وعلى ارتفاع يبلغ في بعض الأحيان ٢٠ سم وتحدث نفس الآلية في يرقات بعض الحشرات التابعة لعائلتي *Clusiidae* ، *Trypetidae* .

٩-٣ الزحف Crawling

تتحرك يرقات كثيرة من الحشرات كاملة التطور بتغيرات في شكل الجسم فضلاً عن حركات الأرجل كما في مشي أو جَرْي الحشرات الكاملة . وهذا الشكل من أشكال التحرك يمكن تعريفه على أنه الزحف . وفي معظم الحشرات الزاحفة يكون الجليد رقيقاً وقابلًا للثني وغير مدعم من الداخل بهيكل مناسب لإتصال العضلات ، وبالتالي فإن ضغط الهيمولمف داخل الجسم يدعم الهيكل الهيدروستاتيكي . ويتاخم جدار الجسم من الداخل في يرقات حرشفية الأجنحة عضلات خاصة تحافظ على شكل الجسم ، ونظراً لعدم قدرة سوائل الجسم على الإنضغاط فإن التغير في شكل جزء واحد من أجزاء الجسم الناتج عن الإنقباض العضلي يجب أن يُعَوَّض بواسطة تغيرات عكسية في بعض أجزاء الجسم الأخرى . ويتم التحكم في مكان وشكل هذه التغيرات المُعَوَّضَة بدرجة ضغط العضلات خلال الجسم .

بالإضافة إلى الأرجل الصدرية يوجد في يرقات الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة زوج من الأرجل البطنية الكاذبة على كل حلقة من حلقات البطن ابتداء من الثالثة إلى السادسة وزوج آخر من هذه الأرجل على الحلقة البطنية العاشرة . والأرجل الكاذبة عبارة عن نموات خارجة من جدار الجسم اسطوانية الشكل ومدعمة بخطاطيف من أسفل ، أما تجاويفها فتعتبر امتدادات لتجويف الجسم وتحتوي على الهيمولمف . وتوجد مساحة قمية

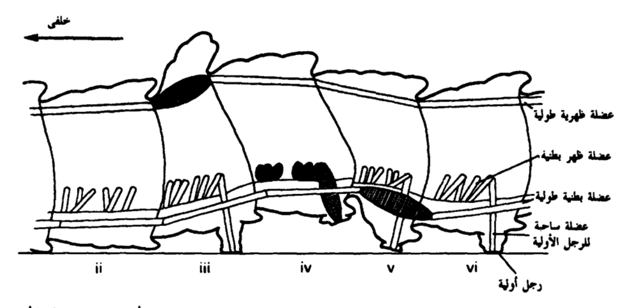
فى الرجل البطنية أقل صلابة من الأجناب ، وهذه المساحة تحمل صف أو دائرة من الخطاطيف المنحنية وبها يمكن للحشرة أن تُمسك بإحكام على السطوح التى تقف عليها . تخرج عضلات الانكماش من جدار الجسم وتنغمس فى مركز المساحة القمية فى الرجل البطنية ، وعندما تنقبض هذه العضلات فإن المساحة القمية تنسحب للداخل وتصبح الخطاطيف غير غائرة . تُغمد الرجل بضغط انتفاخى عندما تكون العضلات منبسطة وعلى السطح الناعم يمكن للأرجل الكاذبة أن تعمل كممصات . تلتوى الخطاطيف لأعلى وتنضغط المساحة القمية أولاً لأسفل ثم يبدأ مركز هذه المساحة فى الانتفاخ البسيط لأعلى ليحدث فراغ (هنتون Hinton عام ١٩٥٥) .



(شكل ٩-١١) قطاع عرضى فى جزء من حلقة بطنية ليسروع بين الرجل الأولية (عن هانتون ١٩٥٥) .

تتحرك يرقات حرشفية الأجنحة بواسطة سلسلة من الإنقباضات للعضلات الطولية المقترنة بحركات الأرجل . وتبدأ الانقباضات من الخلف ويلى ذلك حركة الأرجل الأمامية . ويلاحظ أن زوج الأرجل المتصل بحلقة من الحلقات يتحركان معاً . وترتفع كل حلقة بانقباض العضلات الظهرية الطولية لكل حلقة من الأمام بينما تنكمش

الأرجل البطنية الكاذبة فى نفس الوقت ، شكل (٩ ــ ١٢) . وبالتبعية فإن انقباض العضلات البطنية الطولية تُسقط الحلقة مرة أخرى وتُكمل الحركة الأمامية عندما تمتد الأرجل . ويلاحظ أنه عند مرور موجة الانقباض للأمام على طول الجسم فإنه يوجد ثلاث حلقات على الأقل فى مراحل مختلفة من الانقباض فى أى وقت واحد . وهذا يستلزم درجة عالية من التنسيق ويظهر أن ذلك يخضع لتحكم الجهاز العصبى المركزى حيث تنبه العضلات بواسطة السيالات العصبية التى تمر إليها من الحبل العصبى البطنى . ومن المحتمل أن يتحور التحكم المركزى إلى انعكاسات موضعية تتضمن مستقبلات التمدد (ويفرز Weevers عام ١٩٦٥) .

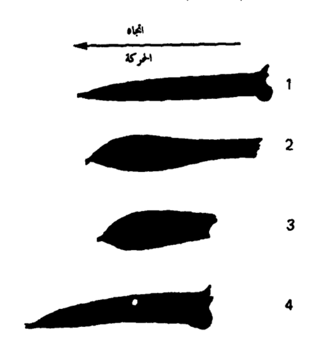


(شكل ٩-١٢) رسم توضيحى لقطاع فى يسروع يبين موجة من الانقباضات التى تمر خلال الجسم من الجنب إلى الأمام ومتولد عنها حركة للأمام . العضلات الساحبة تبدو مظللة (معدلة عن هيوجز ١٩٦٥ أ)

لكثير من اليرقات القياسة أرجل كاذبة على الحلقتين البطنيتين السادسة والعاشرة فقط ، وهذه الحشرة تزحف للأمام بسحب نهاية الجسم الخلفية إلى أن تصل إلى الصدر ثم الرأس والصدر للأمام .. وهكذا .

فى اليرقات عديمة الأرجل والتابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تستعمل طريقة أخرى للانتقال بالرغم من اعتماد الحركة على التغيرات فى شكل الجسم كنتيجة لفعل العضلات ضد سوائل الجسم . وغالباً ما تُزوَّد الحلقات الخلفية للجسم بأرجل كاذبة أو زوائد زاحفة (شكل ٩ - ١٣) ، وهى عبارة عن وسائد تمتد عبر السطح البطنى للحلقة ومزودة بشعيرات منحنية كثيفة وقوية ، وتنتشر هذه الشعيرات إما بدون نظام أو على هيئة صفوف . وتزود كل زائدة زاحفة بعضلات انكماش (هنتون Hinton عام ١٩٥٥) . ففى يرقة الذباب المنزلية **Musca** توجد زوائد زاحفة خاصة بالتحرك على الحواف الأمامية للحلقات من السادسة إلى الثانية عشر وكذلك على الحافة الخلفية للحلقة الثانية عشر وخلف فتحة الشرج .

عند الحركة يستطيل الجزء الأمامى من الجسم ويضيق نتيجة انقباض العضلات المائلة ، بينما يختص الجزء الخلفى من الجسم بالتمسك باحكام بالسطح الذى توجد عليه الحشرة ويتم ذلك بواسطة الأرجل الكاذبة أو الزوائد الخلفية . وبالتالى فإن مقدم الجسم يدفع الحشرة إلى الأمام على أو خلال الوسط الذى تعيش فيه ، بعد ذلك تثبت الحشرة بواسطة مقدم جسمها ثم تسحب الجزء الخلفى من جسمها للأمام بواسطة موجة تقصير طولية التى تمر تحت الجسم من الأمام للخلف . تثبت الحشرة نفسها بواسطة الجزء الأمامى فى اليرقات التى تعيش فى التربة والتابعة لعائلات *Tipulidae* ، *Bidionidae* ، *Hepialidae* (من رتبة حرشفية الأجنحة) ومن المحتمل فى الحشرات التى تعيش فى الجحور والتى يصاحب زيادة عرض جسمها قصر فى طولها (شكل ٨٩) ، بينما فى يرقة الذبابة المنزلية من جنس **Musca** التى تزحف على السطوح الملساء ، تثبت الحشرة نفسها على هذا السطح بواسطة الفكوك العليا التى تنغرز فى هذا السطح (هويت Hewitt عام ١٩١٤) .



(شكل ٩-١٣) رسم توضيحى لحركة يرقة حشرة Tipale (زوجية أجنحة) أثناء تحركها داخل الأرض (عن جلاروف ١٩٤٩)

٩-٤ الحركة على سطح الماء Movement on the surface of water

يمكن لبعض الحشرات أن تتحرك على أو فى طبقة رقيقة على سطح الماء ، ويحدث ذلك أحياناً فى حشرات الكولمبولا مثل حشرة *Padura aquatica* حيث تتواجد بأعداد كبيرة على سطح الماء ومحصورة فى طبقة رقيقة منه . ولهذه الحشرات جليد طارد للماء حيث يمنع دخول الماء داخل جسمها ولكن توجد أنبوبة بطنية على الحلقة البطنية

الأولى قابلة للبلل وتثبت الحشرة على السطح بينما المخالب (التى تعتبر قابلة للبلل أيضاً) تُمكّن الحشرة من الحركة على الماء . يمكن لهذه الحشرات أن تقفز من سطح الماء باستعمال الزائدة الذنبية بنفس الطريقة التى تقفز بها حشرات الكولمبولا الأرضية .

تقف الحشرات التابعة لجنس *Gerris* (متغايرات الأجنحة) على سطح الطبقة الرقيقة وتجدِّف فوق سطح الماء بواسطة أرجلها الوسطى والخلفية التى تحتوى على عضلات انكماش قوية تنغمس فى المِدْور . وتعتبر عضلات الرجل الوسطى أكثر قوة وهى تعضد معظم ثبات الحشرة . أثناء الإطالة يتدلى الساق والرسغ للخلف وبالتالى يبذلان الحد الأدنى من المقاومة للحركة الأمامية ثم تترك الأرجل الوسطى السطح وتجنح للأمام بينما تُدَعَّم الحشرة بواسطة الأرجل الأمامية والخلفية . يتم التوجيه بواسطة الانقباضات غير المتساوية لعضلات الإنكماش الموجودة فى كلا الجانبين ، وينتج الدوران السريع بواسطة حركة أرجل جانب واحد فقط بينما تظل أرجل الجانب الآخر (التى تدور ناحيته الحشرة) بدون حركة (برنكهورست Brinkhurst عام ١٩٥٩–ب) .

تعيش الحشرات التابعة لجنس *Stenus* (من رتبة غمدية الأجنحة) على سيقان الأعشاب التى تحد جداول المياه الجبلية وهى فى هذه الأوضاع تقع فى الماء . ويمكن لهذه الخنافس أن تمشى على سطح الماء ولكن ببطء . وينتج التحرك السريع لهذه الحشرات بافراز مادة من الغدد الذيلية التى تفتح تحت الترجة البطنية الأخيرة . وهذه المادة تُخفض التوتر السطحى للماء الموجود خلف الحشرة وبالتالى تتجه الحشرة للماء بواسطة التوتر السطحى العالى الموجود فى الأمام . ويمكن للحشرة أن توجه حركتها بواسطة حركة بطنها من جانب لجانب .

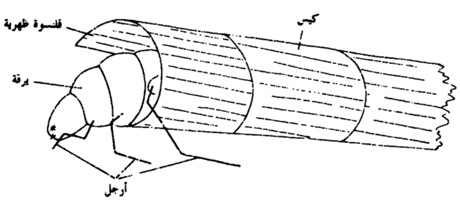
٩–٥ الحركة تحت الماء Movement under water

يتأثر نشاط الحشرات المائية بطرق تنفسها .. الحشرات التى تعيش دائماً مغمورة فى الماء وتتنفس بالخياشيم تكون كثافتها أعلى بكثير من كثافة الماء ويمكنها أن تتحرك بحرية على قاع البيئة التى تعيش فيها ، أما أثناء العوم فإنها تُنتج قوة رافعة تقتلعها من القاع . كثير من الحشرات الأخرى تأتى إلى سطح الماء بهدف تجديد تزويد الهواء الخاص بها ثم تُغمر مرة أخرى مع مخزون هوائى يساعدها على الطفو . أثناء السباحة يحدث التوازن للطفو والتغلب عليه بواسطة قوى الدفع . وفى قليل من الحشرات مثل يرقات Chaoborus (من رتبة ثنائية الأجنحة) ، Anisops (من متغايرات الأجنحة) يمكن التحكم فى طفوها وبالتالى يمكن أن تظل معلقة فى منتصف عمق الماء .

٩–٥–١ الحشرات التى تعيش فى القاع

الحشرات التى تعيش فى القاع *Aphalocheirus* (من رتبة متغايرات الأجنحة واليرقات التابعة لرتبتى الرعاشات ، شعرية الأجنحة Trichoptera يمكنها أن تمشى على سطح القاع بنفس الطريقة التى تمشى بها الحشرات الأرضية . وتستعمل يرقة Limnephilus (من رتبة شعرية الأجنحة) أساساً المثلثات التبادلية الخاصة بتدعيمها ولكن نظراً لعدم انتظام السطح يصبح شكل الخطوات غير منتظم . وقد تخطو الأرجل الأمامية مع بعضها بدلاً من التبادل وقد تتبع الأرجل الخلفية نفس الشكل . وفى العادة تأتى القوة اللازمة للمشى من الجر بواسطة الأرجل الأمامية

والوسطى ومن الدفع بواسطة الأرجل الخلفية ، ولكن تحت الظروف الصعبة قد تمتد الأرجل الخلفية للأمام إلى أن تصبح خارج الأرجل الوسطى وبالتالى تساعد الأرجل الأخرى فى دفع اليرقة للأمام (تندال Tindall عام ١٩٦٣) .



(شكل ٩-١٤) رسم توضيحى ليرقة حشرة Triaenodes وهى داخل كيس (عن تندال ١٩٤٦)

فى حشرة *Triaenodes* التى تسكن قاع الماء يُبنى الغلاف اليرق من مواد نباتية ترتب على شكل لولب أو حلزون ، وتمتد الثنية الأخيرة من الحلزون من الناحية الظهرية بجانب باقى الغلاف . (شكل ٩-١٤) . ويعتبر الوضع الظهرى هاماً إلا إذا أُعيقت حركة أرجل العوم الخلفية ، وفى هذا الوضع تدعم قوة السحب التى تحمل الغلاف من القاع . ويتحكم فى هذا السحب حركة الأرجل (تندال Tindall عام ١٩٦٤) .

يمكن ليرقات Anisoptera أن تمشى عبر الوسط الذى تعيش فيه باستعمال أرجلها ولكنها تقدر على إحداث حركات فرارية بواسطة اندفاع الماء بسرعة خارج السلة المتفرعة وبذلك يندفع الجسم إلى الأمام . وتؤدى السلة المتفرعة على انقباضات طولية وأخرى بطنية ظهرية للبطن وتكون هذه الإنقباضات أقوى مايمكن فى الحلقات من السادسة إلى الثامنة والتى تقع فيها السلة المتفرعة . وقبل حدوث الإنقباض تُغلق الصمامات الشرجية ثم تُفتح ببطء تاركة فتحة مساحتها حوالى ٠,٠١ ملليمتر مربع . وتستغرق الحركة الانقباضية حوالى ٠,١ ثانية ثم يندفع الماء من خلال فتحة الشرج بسرعة تقدر بحوالى ٢٥٠ سم/ ثانية دافعاً اليرقة للأمام بسرعة تتراوح مابين ٣٠ إلى ٥٠ سم / ثانية . وعندما تنقبض البطن تنكمش الأرجل مسببة حدوث الحد الأدنى من المقاومة أثناء الحركات الأمامية . (هويس Hughes عام ١٩٥٨) . ويتضمن التنسيق وجود الألياف العملاقة التى تسير فى الحبل العصبى البطنى .

الفصـل العاشــر

الأجنحــة

THE WINGS

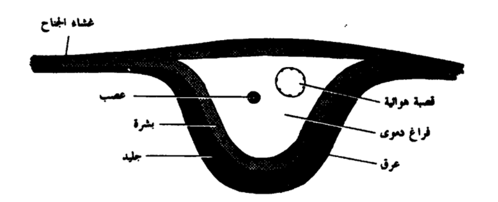
نجاح الحشرات كحيوانات أرضية يرجع جزئياً على الأقل إلى قدرتها على الطيران . من الناحية النموذجية يكون للحشرات الكاملة زوجان من الأجنحة المتمفصلة مع الصدر المتكونة من فصوص مفلطحة من جدار الجسم ويدعمها عروق مجوفة . تتحور الأجنحة بطرق مختلفة وغالباً ما يكون الجناحان الأماميان أكثر صلابة من الجناحين الخلفيين ويعملان على حماية الجناحين الأخيرين . فى بعض الحشرات لا يعتمد زوجا الأجنحة على بعضها أثناء الطيران وتعتبر هذه الحالة عدم كفاءة نسبية للأجنحة كما يظهر ببعض الحشرات زوج واحد فقط من الأجنحة وينتج ذلك عن فقد الزوج الآخر من الأجنحة ، أو كما فى معظم الحشرات يحدث اقتران جناحى كل جانب مع بعضهما وبالتالى يعملان كجناح واحد . عند قاعدة الجناح توجد صُلَيِّبَات صغيرة تتمفصل مع الصدر وتسمح ليس بحركة الأجنحة أثناء الطيران فحسب بل وبثنى هذه الأجنحة للخلف على الجسم عند الراحة . توجد أيضاً أعضاء حس عند قاعدة الجناح تختص بالتحكم فى حركات الجناح ، أما فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة فإن الجناح الخلفى يصبح متحوراً بكامله إلى عضو حسى .

وتقع العضلات المحركة للجناح فى مجموعتين : الأولى تنغمس مباشرة فى قاعدة الجناح ، والثانية تحرك الجناح بطريقة غير مباشرة بانحراف الصدر .

١٠-١ ظهور وتركيب الأجنحة Occurrence and structure of wings

تظهر الأجنحة تامة النمو وكاملة الوظيفة فى الحشرات الكاملة فقط بالرغم من وجود نموات جناحية فى الأطوار غير الكاملة مثل الحوريات . أما فى يرقات الحشرات ذات التطور التدريجى فإن الأجنحة تُرى كوسائد خارجية ، بينما تنمو للداخل وتصبح غير مرئية فى الحشرات ذات التطور الكامل .

ويستثنى مما سبق الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو حيث توجد أجنحة كاملة التكوين فى طورين . وتنسلخ حوريات العمر الأخير إلى حشرة فى طور ما قبل الحشرة الكاملة الذى يشبه الحشرة الكاملة ما عدا احتوائها على أجنحة مهدبة وشفافة قليلاً فضلاً على وجود أرجل أقصر من تلك الموجودة فى الحشرة الكاملة . ويمكن لهذه الحشرة أن تطير طيراناً قصيراً بعده تنسلخ وتخرج الحشرة الكاملة ، وأثناء هذا الانسلاخ ينفصل جليد الأجنحة مع باقى جليد جدار الجسم .



(شكل ١٠-١) رسم توضيحى فى جزء من جناح يتضمن قطاع عرضى فى عرق

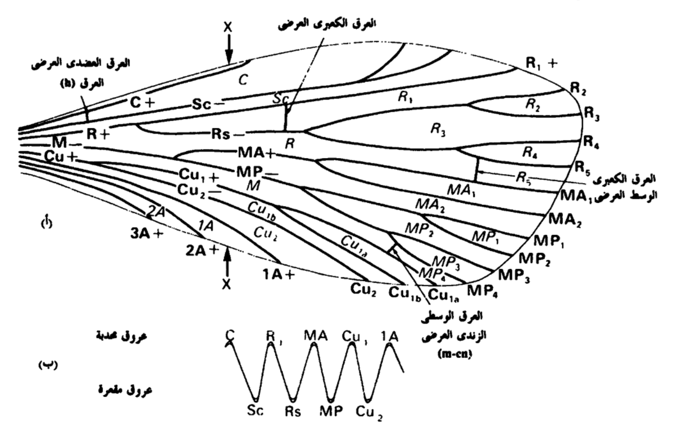
تظهر الأجنحة تامة التكوين فى كل الحشرات رقيقة وقوية وتخرج من الناحية الظهرية الجانبية من بين البلورا والصفائح الظهرية (الترجات) للحلقتين الصدريتين الوسطى والخلفية . يتكون كل جناح من غشاء رقيق مدعم بعروق أنبوبية ، ويتكون الغشاء من طبقتين من جدار الجسم منضمتين مع بعضهما ، بينما يتكون العروق عندما تنفصل هاتان الطبقتان فى بعض الأماكن ويكون الجليد أكثر تصلُّباً (شكل ١٠-١) . يوجد فى العروق الأساسية عصب وقصبة هوائية ، وحيث إن تجاويف العروق تكون متصلة بتجويف الجسم فإن الهيمولف يمكنه الدوران حول الجناح .

فى بعض مجاميع الحشرات يوجد على الحافة الأمامية للجناح بقعة صبغية تُسمى العلامة الجناحية Pterostigma (شكل ١٠-٤) . وتوجد على كلا الزوجين من الأجنحة فى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات وعلى الأجنحة الأمامية فقط فى كثير من الحشرات التابعة لرتب غشائية الأجنحة Psocoptera, Megaloptera ، Mecoptera . ويوجد على طول الحافة الخلفية للجناح بالقرب من قاعدته أنبوبة مجوفة تسمى الحبل الإبطى Axillary Cord الذى يخرج من الزاوية الخلفية الجانبية للصفيحة الظهرية (الترجة) (شكل ١٠ — ٤) . ويعمل هذا الحبل على تقوية حافة الغشاء وكقناة فى بعض الحشرات لعودة الهيمولف من الأجنحة إلى الصدر .

١٠-١-١ التعريق

فى كثير من الحفريات يتكون تعريق أجنحة الحشرات من شبكة غير منتظمة تعرف باسم النموذج القديم Archedictyon . ومن المحتمل استمرار ذلك إلى الحشرات الموجودة الآن والذى يظهر على هيئة شبكة من العروق فى أجنحة الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات وعند قاعدة الأجنحة الأمامية للحشرات التابعة لفوق عائلتى Tettigoniodea ، Acridoidea ولكن فى معظم الحشرات الحية يتكون التعريق من عدد من العروق الطويلة الواضحة التى تسير على طول الجناح وترتبط بعدد مختلف من العروق العرضية . ومن المحتمل وجود تجانس للعروق الطولية الموجودة فى أجنحة رتب الحشرات المختلفة وذلك يمكن أن يقود إلى ترتيب فرضى أساسى (شكل ١٠-١٢أ) . وهذا التجانس يؤسس على دراسات الحفريات الحشرية ووجود وترتيب القصبات الهوائية فى العروق وشكل

ووضع العروق وارتباطها مع الصُلَيْبات الإبطية . بالإضافة إلى ذلك فإن أجنحة الحشرات التابعة للرتب الدنيا يظهر بصورة منثنية على هيئة مروحة (شكل ١٠ ــ ٢ب) . ويُسمى العرق الموجود على قمة الثنية باسم المحَدَّب (والمشار إليه بالعلامة + فى شكل (١٠ ــ ٢ أ) . بينما يُسمى العرق الموجود فى الْمُنْخَفض باسم الْمُقَعَّر (والمشار إليه بالعلامة – فى الشكل (١٠ ــ ٢ أ) . كما قد ترتبط أعضاء حس شبيهة بالشعيرات مع كل عرق وقد تستمر هذه الشعيرات فى غياب العرق وبالتالى فإنه كيفما يكون العرق مقعراً أو محدباً فإن صفوف أعضاء الحس الشبيهة بالشعيرات تساعد على وجود تجانس العروق فى الحشرات المختلفة .



(شكل ١٠-٢) أ - شكل توضيحى إفتراضى لتعريق نموذجى لجناح يبين العروق العرضية الرئيسية وأسماء الخلايا (بالخط المائل
ب - قطاع عند x-x فى شكل (أ) يوضح العروق المحدبة والمقعرة مع التضخيم الزائد لقاع الصفائح

أما الفروق الطولية الأساسية من الحافة الأمامية للجناح إلى الخلف فهى كالآتى :

العرق الضلعى Costa (ويرمز له بالرمز ض أو C) ويقع على الحافة الأمامية للجناح أو خلفها مباشرة .

العرق تحت الضلعى Subcosta (ويرمز له بالرمز ضَ أو Sc) وقد ينقسم إلى فرعين .

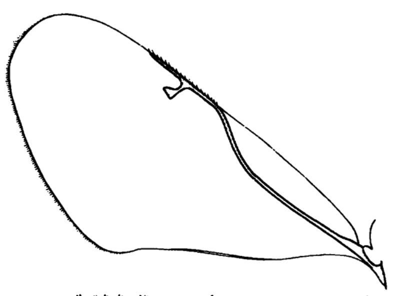
العرق الكُعْبُرى Radius (ويرمز له بالرمز ك أو R) وينقسم إلى فرعين أساسين هما ك١ (R_1) والقطاع الكعبرى (كق أو R_s) ، وهذا الأخير يتفرع إلى أربعة فروع هى ك٢ ، ك٣ ، ك٤ ، ك٥ .

العروق الوسطى Media (ويرمز لهم بالرمز و أو M) وينقسم إلى العرق الوسطى الأمامى (و أ أو MA) الذى يتفرع إلى فرعين هما و$_{أ1}$ ، و$_{أ2}$ والعرق الوسطى الخلفى (و$_خ$ أو MP) وله أربعة فروع هى وخ$_1$ ، وخ$_2$ ، وخ$_3$ ، وخ$_4$.

العرق الزندى Cubitus (ويرمز له بالرمز ذ أو Cu) ويتفرع إلى فرعين هما ذ$_1$ ، ذ$_2$ وقد يتفرع بعد ذلك ذ$_1$ إلى ذ$_1$–أ ، ذ$_1$– ب .

العرق الشرجى Anal (ويرمز له بالرمز ش أو A) وهو يتكون من ثلاثة عروق منفصلة عن بعضها هى ش$_1$ ، ش$_2$ ، ش$_3$ وتوجد عروق عرضية Cross-Veins التى تربط العروق الطولية بعرض الجناح . وتختلف العروق العرضية فى العدد والوضع ولكن عادة توجد العروق العرضية الموضحة فى شكل (١٠ — ٢) وتوجد أجنحة أعداد كثيرة من الحشرات ، وبالطبع فهى العروق غير متجانسة فى رتب الحشرات المختلفة .

تحدث تحورات فى التعريق القاعدى فمثلاً يوجد الفرعان الأساسيان للعرق الوسطى فى كثير من حفريات الحشرات وفى حشرات رتبة ذبابة مايو الموجودة حالياً وكذلك فى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة (Ragge عام ١٩٥٥) ولكن فى معظم الحشرات الحية يُفْقَد العرق الوسطى الأمامى (وأ) ، ويستثنى من ذلك الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات حيث يُفقد العرق الوسطى الخلفى (وخ) . قد يحدث إختزال فى التعريق إما بضمور كامل لعرق ما أو باندماجه مع عرق آخر ، وفى كلتا الحالتين يمكن حصر العروق فى جناح حشرة ما وتحديدها بدراسة مجموعة من الحشرات المقاربة لها أو المشابهة لها . وفى بعض الحشرات الصغيرة جداً قد يحدث إختزال للتعريق بدرجة كبيرة فمثلاً فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Chalcidoidea يوجد فقط العرق تحت الضلعى وجزء من العرق الكعبرى (شكل ١٠ — ٣) ، ومن ناحية أخرى قد يحدث زيادة فى التعريق بتفرع العروق الموجودة لتنتج عروق مساعدة ، أو بنمو عروق إضافية زائدة بين العروق الموجودة كما فى الجناح الخلفى للحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة . كما توجد أيضاً أعداد كبيرة من العروق العرضية فى بعض الحشرات مثل تلك التى تتبع رتبة الرعاشات .

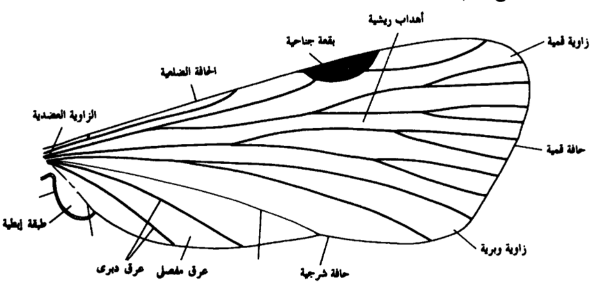


(شكل ١٠-٣) الجناح الأمامى لحشرة Perilampus (غشائية أجنحة) توضح الاختزال الزائد للتعريق (عن Clausen - ١٩٤٢)

١٠-١-٢ مساحات الجناح

لإعطاء الحد الأقصى من الكفاءة والتدعيم للجناح أثناء الطيران تتركز العروق الطولية ناحية الحافة الأمامية للجناح وتسمى المساحة الأمامية وخلف هذه المنطقة توجد مساحة مدعمة بالعروق الشرجية فقط تُسمى المساحة الشرجية ، وتنفصل هاتان المساحتان عن بعضهما بالثنية الشرجية التى تقع قبل أو خلف العرق الشرحى الأول .

بالقرب من المساحة الشرجية فى بعض الحشرات يوجد فص يسمى النتوء الإبطى Jugum . وفى بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يوجد فى هذه المنطقة ثلاثة فصوص منفصلة تقع عند قاعدة الجناح تُعرف من الناحية القريبة إلى الخارج على الترتيب باسم الحرشفة الصدرية thoracic والحرشفة الجناحية والحرشفة الشرجية . وهناك علاقة بين هذه التسميات وتجانس هذه الفصوص فيبدو أن الحرشفة الصدرية تُشْتَقُّ من الحافة الخلفية للصُفَيْحَة Scutellum . وتبدو الحرشفة الجناحية أنها هى النتوء الإبطى فى الحشرات الأخرى ، وتعتبر الحرشفة الشرجية جزء من المنطقة الشرجية ، وفى بعض الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة يوجد فص شرجى ينثنى تحت الغمد ويبدو أنه يرادف النتوء الإبطى فى الحشرات الأخرى . وقد سُمِّيت حَوَاف وزوايا الجناح أيضا (شكل ١٠-٤) وتسمى الحافة الأمامية للجناح باسم الحافة الضلعية Costal بينما تسمى الحافة الخلفية باسم الحافة الشرجية Anal أما الحافة الخارجية فيطلق عليها اسم الحافة القمية Apical وتسمى الزاوية المحصورة بين الحافتين الضلعتين والقمية باسم الزاوية القمية ، أما الزاوية التى تقع بين الحافتين الخارجية والشرجية فتسمى الزاوية الشرجية بينما تسمى الزاوية التى تقع عند قاعدة الجناح باسم الزاوية العضدية Humeral .



(شكل ١٠-٤) رسم توضيحى يبين بعض ملامح الجناح

١٠-١-٣ حجيرات الجناح

تقسم العروق المساحة الجناحية إلى مجموعة من الحجيرات (شكل ١٠-٢أ) . وإذا كان عرق ما ضامراً فإن الحجيرة الناتجة تضم الحجرتين الأصليتين (مثل الحجيرة الكعبرية الوسطية ويرمز لها ك+و أو R+M) ، ولكن

وجود عروق إضافية ينتج عنه اختفاء الحجيرة بينهم . وتسمى الحجيرة المحاطة بالكامل بالعروق باسم الحجيرة المغلقة بينما تسمى الحجيرة الممتدة إلى إحدى حواف الجناح باسم الحجيرة المفتوحة .

١٠-٢ تحورات الأجنحة Modifications of the wings

١٠-٢-١ غشاء الجناح

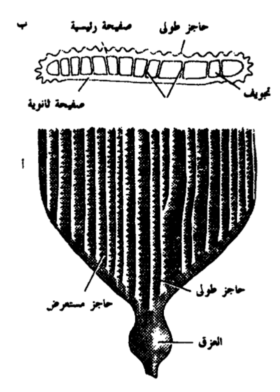
من الناحية النموذجية يكون الجناح شبه شفاف كما فى الحشرات التابعة لرتبتى الرعاشات وغشائية الأجنحة . ومثل هذه الأجنحة غالباً ماتُظْهِر تلون قزحى نتيجة لتركيبها ولكن فى بعض الأحيان وبالإضافة إلى ما سبق تظهر بعض الصبغات التى توجد فى خلايا البشرة ويظهر ذلك فى بعض الحشرات التابعة لرتبة Mecoptera وعائلة Trypetidae . بينما فى كثير من الحشرات التى تمتاز أجنحتها الأمامية بالصلابة (مثل الحشرات التابعة لرتبتى مستقيمة وغمدية الأجنحة) تصبغ الأجنحة الأمامية كلها .

١٠-٢-٢ الشعيرات والحراشيف على الغشاء

يوجد على سطح غشاء الجناح دائماً أشواك صغيرة ليس لها تغذية عصبية تُسمى الشعيرات الدقيقة . ومن الناحية النموذجية تتاخم الشعيرات الحسية العروق ، ولكن مثل هذه الشعيرات فى الحشرات التابعة لرتبة Trichoptera تسمى الشعيرات الكبيرة وتغطى جميع غشاء الجناح .

فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تغطى الأجنحة بحراشيف تختلف فى شكلها من تراكيب تشبه الشعيرات إلى صفائح مفلطحة (شكل ١٠-٥أ) وغالبا ما تغطى الحراشيف جسم الحشرة كما تغطى أجنحتها . تتكون الحرشفة المفلطحة من صفيحتين بينهما فراغ هوائى . وتكون الصفيحة السفلية (المواجهة لغشاء الجناح) ناعمة وملساء بينما تكون الصفيحة العلوية مجعدة طولياً فى الغالب . وتدعم كلتا الصفيحتين بالدعائم الداخلية التى تُسمَى الحواجز الصغيرة (شكل ١٠-٥ب) . تقف الحراشيف فى تجاويف الغشاء الجناحى وتميل على السطح مشكلة زاوية معه وتتداخل مع بعضها مكونة غطاء كامل . فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة البدائية تتربت الحراشيف عشوائياً على الجناح بينما فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Papilionoidea مثلاً فإنها فى صفوف . تعتبر الصبغات الموجودة فى الحراشيف هى المسئولة على الألوان فى كثير من الحراشيف . وفى أمثلة أخرى تنتج الألوان الفيزيائية من تركيب الحرشفة نفسها . وترتبط بعض الحراشيف الخاصة بغدد ، بينما قد يكون للحراشيف أهمية أيضاً كتلطيف تدفق الهواء فوق الأجنحة والجسم . وللحراشيف أهمية على الجسم حيث تعمل كطبقة عازلة تساعد على ضغط درجة الحرارة العالية للصدر .

توجد الحراشيف أيضاً على عروق الأجنحة وجسم حشرات البعوض التابعة لعائلة Culicidae وعلى أجنحة بعض الحشرات التابعة لرتبة Psocoptera وقليل من الحشرات التابعة لرتبتى شعرية الأجنحة (Trichoptera) وغمدية الأجنحة .



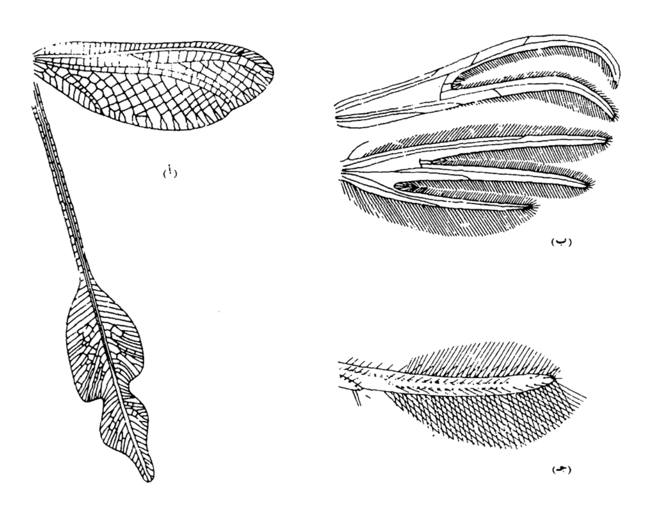
(شكل ١٠-٥) أ - النصف القاعدى لحرشفة نموذجية لحشرة من حرشفيات الأجنحة
ب - قطاع عرضى فى حرشفة (عن Bourgone ١٩٥١)

١٠-٢-٣ شكل الجناح

فى الحشرات التابعة لرتب الرعاشات ، ومتساوية الأجنحة ، Mecoptera وذكور رتبة Embioptera يتماثل زوجا الأجنحة فى الشكل وتشبه فى الشكل المثلثات المتطاولة تقريباً ولكن فى معظم المجاميع الأخرى من الحشرات يشذ زوج من الأجنحة عن الشكل الأساسى . والحشرات التابعة لرتب Plecoptera ، الصراصير وفرس النبى ، مستفيمة الأجنحة تحتوى على فصوص شرجية كبيرة وبالتالى فهى أوسع عموماً من الأجنحة الأمامية . فى بعض الأحيان يكون للأجنحة الخلفية نتوء من الحافة الخلفية كما فى أبى دقيقات ذات الذنب الخطاف وبعض الحشرات التابعة لعائلة Lycaenidae ، بينما فى الحشرات التابعة لعائلة Nemopteridae تكون الأجنحة الخلفية على هيئة شرائط أسطوانية وتتدلى للخارج خلف الحشرة . وتحدث فى الأجنحة الخلفية لبعض الحشرات التابعة لعائلة Zygaenidae تحورات شبيهة بالسابقة .

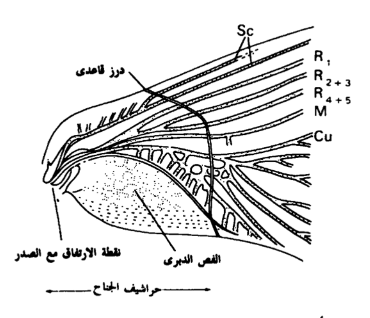
فى بعض الأحيان تكون الأجنحة الخلفية صغيرة جداً كما فى الحشرات التابعة لرتبتى ذباب مايو وغشائية الأجنحة وذكور عائلة Coccidae ، بينما فى بعض الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو مثل *Cloeon* وبعض ذكور عائلة Coccidae تكون الأجنحة الخلفية غائبة . وتتحور الأجنحة الخلفية فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة لِتُكَوّن دبابيس الإتزان ، بينما فى ذكور الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera تُشكّل الأجنحة الأمامية تراكيب تشبه الدّميل (الكرتان المرتبطان عرضياً برباط)، شكل (١٠-٤) .

فى بعض الأحيان تكون حدود الأجنحة غير منتظمة كما فى حشرة *Polygonia-c-album* (من رتبة حرشفية الأجنحة) . ففى الحشرات التابعة لعائلتى Orneodidae, Pterophorielae تكون الأجنحة مشقوقة بعمق ، وتنقسم إلى عدد من الفصوص المهذّبة بحراشيف (شكل ١٠-٦أ) . يظهر تهديب الأجنحة بصفة عامة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة وفى البعوض التابع لعائلة Culicidae . وتكون أجنحة الحشرات الصغيرة جداً مختزلة إلى شرائط عادة وبها عرق واحد أو إثنان فقط كدعامة وأهداب طويلة على هيئة شعيرات (شكل ١٠-٦جـ) ، ويظهر ذلك فى الحشرات التابعة لرتبة Thysanoptera وفى عائلتى Mymaridae , Trichogrammatidae (التابعتين لرتبة غشائية الأجنحة) وفى بعض الحشرات الصغيرة التابعة لفوق عائلة Staphylinoidea (التابعة لرتبة غمدية الأجنحة) .



(شكل ١٠-٦) أ - أجنحة حشرة Oliverina (شبكية الأجنحة) (عن كومستوك ١٩١٨)
ب - أجنحة حشرة Alucita (حرشفية الأجنحة (عن بورجوغ ١٩٥١)
جـ - جناح أمامى لحشرة Enthrips (سيزانوبترا) (عن برنسون ١٩٥١ ب)

فى بعض الحشرات يُختزل زوجا الأجنحة ويطلق على تلك الحشرات اسم قصيرة الأجنحة Brachypterous أو دقيقة الأجنحة Micropterous ، ويحدث ذلك مثلاً فى بعض الحشرات التابعة لرتبتى مستقيمة ومتغايرات الأجنحة . تنتشر حالة عدم وجود الأجنحة بالكامل Apterous ، أيضاً توجد فى الحشرات البدائية التى يطلق عليها عديمة الأجنحة Apterygota ، بينما فى رتب الحشرات المتطفلة خارجياً مثل رتب القمل القارض والقمل الماص والبراغيث يكون فقدان الأجنحة ثانوياً . وتنتشر ظاهرة فقدان الأجنحة فى معظم رتب الحشرات الأخرى ولكنها لا تحدث بوضوح فى رتبتى الرعاشات وذباب مايو . فى بعض الأحيان يكون كلا الجنسين عديم الأجنحة ولكن فى حالات أخرى يكون الذكر مجنحاً والأنثى هى التى تفقد أجنحتها ، ويوجد ذلك فى حالة الحشرات التابعة لعائلتى Coccidae ، Mutitidae وبعض الأنواع التابعة لعائلة Cholcididae والحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera . وفى النمل والنمل الأبيض تكون الأفراد الخصبة فقط هى المجنحة ، وبعد طيران الزفاف تفقد هذه الأفراد أجنحتها وذلك بتفسيخها بواسطة الدرز القاعدى وبالتالى لا يبقى إلا حراشيف الجناح (شكل ١٠-٧) . ويتم التَّفَسُّخ بعده طرق ، ولكن فى النمل الأبيض تقف الحشرة وتريح جناحها على الأرض ثم تُفَسِّخُه بواسطة تحريكه حركات اهتزازية من قاعدته إلى أن ينفصل ، وبعد تمام انفصاله تبدأ عضلات الطيران فى الحشرة فى الضمور .

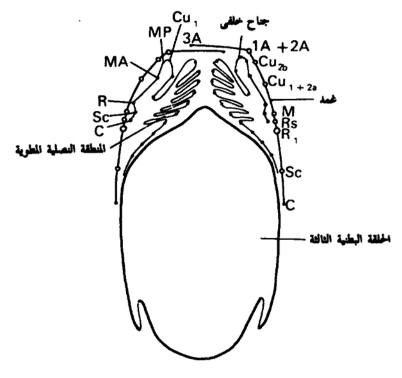


(شكل ١٠-٧) قاعدة جناح النمل الأبيض تبين الدرز القاعدى الذى يتصف عند الجزء السفلى من الجناح (عن جراميه ١٩٤٩)

تختلف تطور ونمو الأجنحة داخل حشرات النوع الواحد باختلاف العوامل الجغرافية أو الموسمية . ويحدث تعدد أشكال الأجنحة فى مجاميع حشرية مختلفة ، ولكنه يظهر بصورة جلية خاصة فى الحشرات التابعة لمتغايرات الأجنحة . فمثلاً يكون لحشرة Gerris lacustris جيلان فى العام فى بريطانيا ، جيل الشتاء ويكون لحشراته أجنحة كبيرة وكاملة بينما يحتوى جيل الصيف على نسبة عالية من الأفراد ذات الأجنحة الدقيقة . وفى هذه الحالة يتحدد طول الجناح بدرجة كبيرة بالعوامل البيئية وبدرجة أقل بالعزل الوراثى .

١٠-٢-٤ وظيفة الحماية للأجنحة الأمامية

تصبح الأجنحة الأمامية لكثير من الحشرات متصلبة تماماً وبدرجة أكثر من الأجنحة الخلفية وتعمل على حماية الأجنحة الخلفية حيث تنثنى فوقها عند الراحة (شكل ١٠-٨) . وتتحور الأجنحة الأمامية بهذه الطريقة إلى ما يعرف باسم الأغلفة Tegmina أو الأغماد Elytra . وتوجد الأغماد الجلدية leathery فى الحشرات التابعة لرتب مستقيمة وجلدية الأجنحة والصراصير وفرس النبى ، بينما يتصلب الجزء القاعدى من الجناح فقط فى متغايرات الأجنحة وتعرف باسم نصفية الغمد Hemelytra (شكل ١٠-٩) . وينقسم الجزء القاعدى من الجناح نصف الغمدى إلى مناطق بواسطة العروق الواضحة ، حيث تُعزَل الحافة الضلعية وتنقسم إلى الجزء القريب من القاعدة embolium والجزء البعيد الوتدى Cuneus ، أما الجزء المركزى من الجناح فيسمى الجزء القرنى Cornium ، وتنعزل الحافة الشرجية وتسمى الجزء النُّبوقى Clavus . وفى الحشرات التابعة لعائلة Lygaeidae يمكن تمييز الجزء القرنى والجزء النُّبوقى فقط .



(شكل ١٠-٨) قطاع عرضى فى بطن حشرة Daciostautus (مستقيمة الأجنحة) بين الأجنحة الخلفية مطوية تحت الغمد (عن يوفارون ١٩٦٩)

تتصلب الأغماد بشدة فى الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة وبذلك يفقد تعريق الأجنحة بالرغم من أنه من الممكن ظهور هذا التعريق من الداخل عن طريق ترتيب القصبات الهوائية .

وينفصل سطحا الغمد العلوى والسفلى بواسطة الفراغ الدموى الذى يمر عبره الأعمدة الجليدية التى تُسمى الحواجز الصغيرة Trabuculae والتى تترتب فى صفوف طولية وتُلاحظ من الخارج بواسطة صفوف من التخطيطات

من الناحية البدائية ، يوجد ثمانية من هذه التخطيطات وقد يزداد هذا العدد فى بعض الحشرات التابعة لرتبة Adephaga . ولا تتداخل أغماد الخنافس عند الخط الوسطى ولكنها تُمسك مع بعضها برباط لسانى مجوف ، بينما تلتحم الأغماد مع بعضها فى بعض الحشرات التابعة لعائلات Carabidae ، Curculionidae ، Ptinidae وبالتالى فإنها لا تُفتح وفى هذه الحشرات تضمر الأجنحة الخلفية أيضاً . على الجوانب تنعكس الأغماد دائماً إلى أسفل ويُسمَى الجزء الرأسى باسم فوق البلورا Epipleuron بينما يُسمَى الجزء الأفقى باسم القرص Disc .

١٠-٢-٥ إنتاج الصوت

فى مجاميع مختلفة من الحشرات تتحور الأجنحة لإنتاج الصوت . وقد تؤدى الأجنحة هذه الوظيفة إذا ما كانت لا تستخدم بصورة فعالة فى الطيران

١٠-٣ تشابك الأجنحة Wing coupling

تتحرك أجنحة معظم الحشرات نتيجة حركة الصدر ، ولكونهم جميعاً مرتبطين تماماً ببعضهم فإن حركة حلقة من حلقات الصدر تؤثر بالضرورة على الحلقة الأخرى . وبالتالى من غير الممكن أن تحدث ضربات للجناحين الأمامى والخلفى دون اعتماد أحدهما على الآخر ، وفى الحشرات التابعة لرتبتى مستقيمة الأجنحة والرعاشات حيث لا تتشابك الأجنحة ، فإن كلا الزوجين من الأجنحة يتذبذبان بتواتر متساو ، كما أن ضربات الجناح الخلفى تكون متقدمة أكثر من ضربات الجناح الأمامى . ويتضمن مثل هذا الارتباط الآلى للأجنحة توقيت السيالات العصبية لعضلات الطيران .

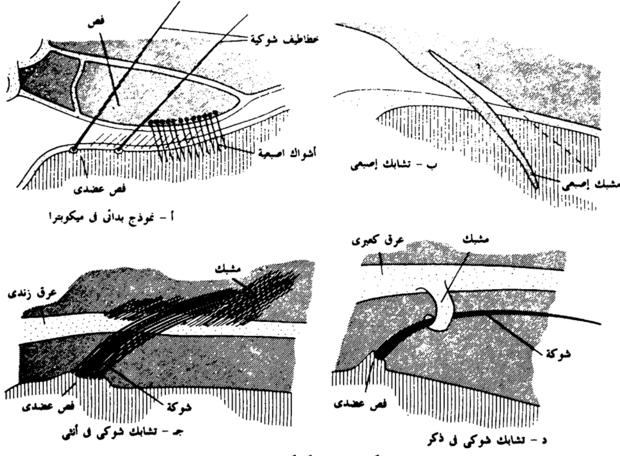
ويظهر أن نظام الجناحين فى الحشرة يكون أكثر كفاءة من نظام الأربعة أجنحة ، وفى معظم الحشرات يكون الإرتباط الآلى للأجنحة مقترناً بالإرتباط التشريحى للأجنحة الأمامية والخلفية وبالتالى يتحركون معاً كوحدة واحدة .

قد يأخذ ارتباط الأجنحة عدة أشكال ولكن فى كثير من الأنواع توجد فصوص أو أشواك عند قاعدة الجناح . وقد وجد الترتيب البدائى فى بعض الحشرات التابعة لرتبة Mecoptera من عائلة Choristidae حيث يوجد فص قاعدى إبطى عند قاعدة الجناح الأمامى وفص عضدى Humeral عند قاعدة الحافة الضلعية للجناح الخلفى ، ويتصل بكلا الفصين شعيرات ، وتُسمى تلك التى توجد على الفص العضدى باسم الهلب Bristles (شكل ١٠-٩أ) وبالرغم من إنها لا تساعد على تشابك الأجنحة إلا أنها تتداخل تمنع حركات الأجنحة غير المطلوبة . من هذا النموذج تُشتق نماذج أخرى لارتباط الأجنحة فى الحشرات الأخرى من رتب Mecoptera ، الرعاشات ، حرشفية وشعرية الأجنحة (تليارد Tillyard عام ١٩١٨) .

فى الأنواع المُسِنَّة من الحشرات التابعة لرتبة شعرية الأجنحة يوجد الفص القاعدى الإبطى فقط على الجناح الأمامى ويرقد على قمة الجناح الخلفى ولذلك لا تعتبر ميكانيكية الارتباط فى هذه الحالة ذات كفاءة عالية ولكن الحشرات التابعة لعائلة Hepialidae لها فص قاعدى إبطى قوى الذى يرقد تحت الحافة الضلعية للجناح الخلفى حيث يحتجز الأخير بين الفص القاعدى الإبطى والجناح الأمامى أثناء الراحة شكل (١٠ ــ ٩ب) .

وتسمى آلة شبك الأجنحة فى هذه الحالة باسم النوع المتراكب . وفى الحشرات التابعة لعائلة Micropterygidae ينثنى الفص القاعدى الإبطى تحت الجناح الأمامى ويحتجز الأشواك المسماة بالهلب الشوكى وهذا النموذج من شبك الأجنحة يطلق عليه اسم النوع المتراكب الشوكى Jugo-Frenate

فى كثير من الحشرات الأخرى التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة توجد شوكة واحدة قوية Fernulum نامية بدرجة عالية وتدخل مع المشبك retinaculum على الناحية السفلية للجناح الأمامى وبالتالى يحدث ارتباط متين للأجنحة . فى إناث الفراشات التابعة لعائلة Noctuidae يوجد عدد من الأشواك (الهلب الشوكى) يتراوح ما بين ٢ – ٢٠ شوكة ومشبك retinaculum مكون من شعيرات تتجه للأمام على الناحية السفلية للعرق الذراعى . (شكل ١٠–٩جـ) . وتلتحم أشواك الهلب مع بعضها فى الذكر مكونة شوكة واحدة قوية أما المشبك retinaculum فيكون على هيئة مشبك جليدى يخرج من أسفل العرق الكعبرى (تليارد Tillyard عام ١٩١٨) أو العرق تحت الضلعى (بورجونج Bourgonge عام ١٩٥١) (شكل ١٠–٩د) تتشابك الأجنحة فى الحشرات التابعة لرتبة Thysanoptera بنفس الطريقة السابقة بواسطة أشواك خطافية على قاعدة الجناح الخلفى حيث تقبض على الثنية الغشائية الموجودة فى الجناح الأمامى . تتشابك الأجنحة فى الحشرات التابعة لفوق عائلة Papilionoidea وبعض الأنواع التابعة لفوق عائلة Bombycoidea بقوة المساحة الواسطة المتداخلة بين الجناحين ويحدث نفس النظام فى بعض الحشرات التابعة لرتبة شعرية الأجنحة مع حدوث بعض التحورات فى طريقة التشابك .



(شكل ١٠–٩) ميكانيكية تشابك الجناح

تتشابك أجنحة حشرات أخرى بطرق أخرى حيث ترتبط الحافة الضلعية للجناح الخلفى مع الحافة الشرجية للجناح الأمامى ، ففى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة يوجد صف من الخطاطيف على طول الحافة الضلعية للجناح الخلفى حيث تشتبك مع ثنية فى الجناح الأمامى . ويوجد فى الحشرات التابعة لرتبة Psocoptera خطاف عند نهاية الفرع الثانى من العرق الذراعى للجناح الأمامى الذى يشتبك من على العرق الضلعى للجناح الخلفى ، أما فى الحشرات التابعة لمتغايرات الأجنحة فيوجد ميزاب قصير ذو حافة لها فرشاه من الشعر على الناحية السفلية للجزء النّبوتى للجناح الأمامى حيث تقبض على الحافة الضلعية للجناح الخلفى . وتظهر الحشرات متجانسة الأجنحة بعض التحورات حيث تتشابك الحافة الشرجية للجناح الأمامى مع الحافة الضلعية للجناح الخلفى (انظر بيسون Pesson عام ١٩٥١ ــ أ) .

هناك حشرات أخرى تصبح ذات جناحين من الناحية الوظيفية وذلك نتيجة اختزال أو فقدان زوج واحد من الأجنحة . ففى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو يؤدى الجناحان الأماميان فقط وظيفتهما الخاصة بالطيران بينما تعتبر الأجنحة الخلفية هى المسئولة عن الطيران فى رتبة الحشرات غمدية الأجنحة . فالأغماد لا تهتز ولكنها تمتد على مستوى مائل بمعدل ٣٠ - ٤٥° مع الخط الأفقى للجسم وذلك بمساعدة انقباضات العضلات الخاصة بالطيران ؛ شكل (١٠ ــ ٩) .

١٠-٤ تمفصل الأجنحة مع الصدر Articulation of the wings with the thorax

تعتبر المنطقة القاعدية من الجناح (حيث يتصل بالصدر) غشائية ويوجد فى هذا الغشاء الصُّليبيات الإبطية التى تسمح بحركة الجناح بحرية على الصدر . من الناحية النموذجية توجد ثلاث صُلَيْبات إبطية (شكل ١٠-١١) ، الأولى توجد فى الغشاء الظهرى وتتمفصل مع الزائدة الظهرية الصدرية الأمامية من الناحية القريبة ، أما من الناحية البعيدة فإنها تتمفصل مع العرق تحت الضلعى والصُّليبة الإبطية الثانية . أما الصليبة الإبطية الثانية فإنها تمتد إلى كلا الغشاءين وتتمفصل من الناحية البطنية مع الزائدة الجناحية البلورية ومن الناحية البعيدة مع قاعدة العرق الكعبرى ، كما إنها ترتبط أيضاً مع الصُّليبة الإبطية الثالثة التى تتمفصل مع الزائدة الظهرية الصدرية الخلفية من الناحية القريبة ، أما من الناحية البعيدة فإنها تتمفصل مع العروق الشرجية . وتظهر الصليبة الإبطية الثالثة على هيئة حرف Y ويتصل بها عضلة ثنى تنغمس فى الدعامة الخاصة بالشكل Y . وفى الحشرات التابعة لرتبتى غشائية الأجنحة ومستقيمة الأجنحة ترجد صُلَيْبة إبطية رابعة بين الزائدة الظهرية الخلفية والصُّليبة الإبطية الثالثة .

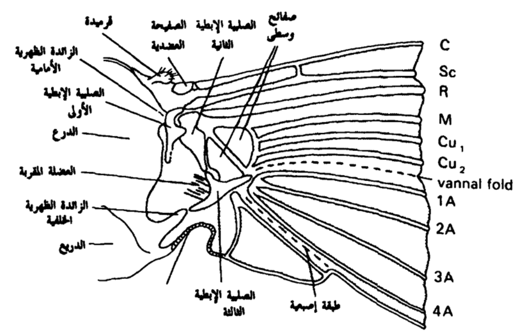
بالإضافة إلى الصُّليبات الإبطية توجد صفائح أخرى فى قاعدة الجناح ، حيث قد توجد صفيحة متوسطة أو اثنتان متصلة بالصليبة الإبطية الثالثة وربما تشكل جزءاً منها ومن هذه الصفيحة أو الصفيحتين يخرج العرق الوسطى والعرق الذراعى . وعند قاعدة العرق الضلعى توجد الصفيحة العضدية وغالباً ما توجد صفيحة أخرى قريبة من هذا العرق وتشتق هذه الصفيحة من حافة الغشاء المفصلى وتسمى التجيولا Tegula التى تكون كبيرة جداً وتتداخل مع قاعدة الجناح فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ، كما تكون نامية بدرجة كافية فى الحشرات التابعة لرتبتى غشائية الأجنحة . ونادراً ما تكون التجيولا مرتبط بالجناح الخلفى .

تقدر جميع الحشرات الموجودة حالياً فى البيئة (ما عدا تلك التى تتبع لرتبتى ذباب مايو والرعاشات) على ثنى أجنحتها للخلف فوق الجسم عند الراحة . ومن المتوقع أن عملية الثنى ترتبط بدرجة كبيرة بتعقيدات الصلبيات الإبطية عند قاعدة الجناح بينما يكون ترتيب هذه الصلبيات فى رتبة الحشرات التابعة لرتبتى ذباب مايو والرعاشات أكثر بساطة . وتتماثل قاعدة الجناح فى الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو مع قاعدة الجناح فى الحشرات الأخرى (انظر سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) ، ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات توجد صفيحتان كبيرتان متمفصلتان مع الترجة وتُدَعَّم بذراعين من الزائدة الجناحية البلورية ، وتسمى هذه الصفائح باسم الصفائح العضدية والصفائح الإبطية .

بالرغم من أن حركة الأجنحة على الصدر تتضمن بعض الحركات المفصلية على النتوء البلورى ، إلا أن ضخامة الحركة تتم فى وجود بعض الروابط مثل الرباط المفصلى الجناحى فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة . وهذه الطريقة تمنع مشاكل الإحتكاك والإنزلاق التى تحدث عن التمفصلات العادية أثناء حركة الأجنحة بتواتر عال . وتتعلق أجنحة الحشرات التابعة لرتبتى غشائية وثنائية الأجنحة بواسطة رباطين متعارضين (نيفيل Niville عام ١٩٦٥-ج) .

١٠-٥ ثنى الأجنحة Wing folding

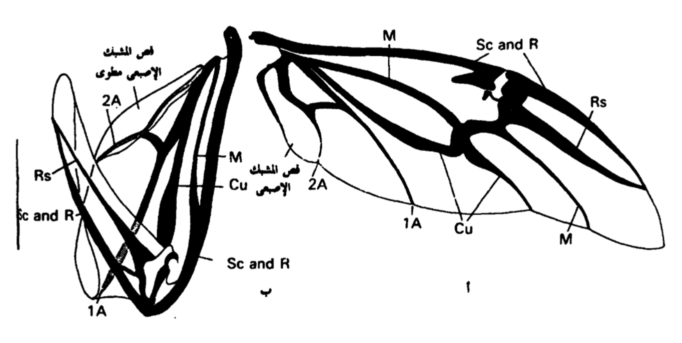
توجد الأجنحة فى الحشرات التابعة لرتب متجانسة الأجنحة والرعاشات ، Psocoptera فى وضع يشبه السقف على الظهر أثناء الراحة ، بينما تكون هذه الأجنحة فى معظم مجاميع الحشرات الأخرى بصورة مفلطحة على الظهر . بالإضافة إلى ذلك تنثنى الأجنحة الخلفية للخلف فى حشرات مستقيمة الأجنحة وتنطوى الأجنحة الأمامية للحشرات التابعة لفوق عائلة Vespoidea طولياً .



(شكل ١٠-١٠) رسم توضيحى لمفصل الجناح مع الصدر (محور عن سنودجراس ١٩٣٥)

تنتج عملية الثنى بواسطة عضلة تخرج من البلورا وتنغمس فى الصُّليبة الإبطية الثالثة بحيث إنه عند إنقباض هذه العضلة تدور الصُّليبة حول محورها المتمفصل مع الزائدة الظهرية الخلفية والصُّلَيْبة الإبطية الثانية . ونتيجة لذلك يدور الذراع البعيد للصليبة الإبطية الثالثة لأعلى ولأسفل وفى النهاية يكون وضعها منعكساً تماماً . وتتمفصل العروق الشرجية مع الصُّليبة وبالتالى فإنه عند حركتها تصبح هذه العروق منثنية على ظهر الحشرة وتُجذب باقى أجزاء الجناح للخلف بواسطة المنطقة الشرجية أما إمتداد الأجنحة فإنه من المحتمل ينتج من انقباض العضلات المتصلة بالصُّلَيْبة القاعدية أو تتصل فى بعض الحشرات الأخرى بالصليبة تحت الجناحية .

تنثنى أجنحة الحشرات التابعة لرتبتى غمدية وجلدية الأجنحة عرضياً كما تنثنى طولياً وبالتالى يمكنها أن تستريح تحت الأغماد ويلزم لحدوث الانثناء العرضى للجناح حدوث تحورات فى التعريق ، ففى بعض الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة لا توجد استمرارية بين الأجزاء القريبة والأجزاء البعيدة للعروق (شكل ١٠-١١) وتنتج عملية الثنى تلقائياً من تركيب العروق والقدرة على انطوائها . فى بعض الأحيان توجد الأجنحة فى وضع انطواء لكونها متشابكة مع بعضها أو لكونها مثبتة مع الجسم بإحكام . فمثلاً فى الحشرات التابعة لرتبة Psocoptera تُقيد الحافة الضلعية للجناح الخلفى بواسطة الثنية الموجودة على البقعة الجناحية Pterostigma للجناح الأمامى . وتتقيد أغماد الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة مع بعضها بواسطة تجاويف لسانية ، كما تتقيد أيضاً مع الجسم بواسطة تجويف وسطى طولى فى الحلقة الصدرية الخلفية الذى يقيد الحواف الداخلية المنعكسة للأغماد . أما فى الحشرات التابعة لجلدية الأجنحة فإنه يوجد صفوف من أشواك على الحافة الداخلية للغمد والتى تمسك فى أمشاط توجد على الحلقة الصدرية الخلفية بينما فى الحشرات المائية التابعة لمتغايرات الأجنحة يوجد وتد أو منقط على الحلقة الصدرية الوسطى يدخل فى نقرة موجودة على حافة الجناح النصفى ، شكل (١٠-١١) .



(شكل ١٠-١١) الجناح فى حشرة Melolonbie (غمدية الأجنحة) أ ــ الجناح منفرد ب ــ الجناح مطوى

١٠-٦ أعضاء الحس ودبوس الاتزان Sense organs and the haltere

من المحتمل أن تكون الشعيرات الطويلة الموجودة على طول عروق الأجنحة مستقبلات ميكانيكية مسئولة عن اللمس ومن المحتمل أن تكون مسئولة أيضاً عن تدفق الهواء أعلى الأجنحة أثناء الطيران . وعند قاعدة الجناح توجد مجاميع من أعضاء الحس ذات القبوة ، وعادة توجد ثلاث مجاميع على الجانب السفلى للعرق تحت الضلعى وثلاث مجاميع أخرى على الجانب الظهرى للعرق الكعبرى (أنظر برينجل Pringle عام ١٩٥٧) . وهذه المجاميع لا توجد بصورة واضحة دائماً ، فمثلاً فى الحشرات التابعة لعائلة Acrididae ، ورتبة Plecoptera ، Blattaria لا توجد المجاميع الكعبرية على عروق الأجنحة وعلى مسافة أكثر بعداً توجد أعضاء حس ذات قبوة أخرى منتشرة ومبعثرة وتكون كبيرة ودائرية وليس لها حساسية توجيهية . وتظهر أعضاء الحس فى المجاميع القاعدية بيضية الشكل ، وكل مجموعة تتكون من أعضاء حس لها نفس الإتجاه وبالتالى فهى مسئولة عن حساسية قاعدية الجناح . ويختلف عدد أعضاء الحس فى كل مجموعة ففى نحل العسل يوجد حوالى ٧٠٠ عضو حسى ذى قبوة عند قاعدة كل جناح أمامى ، بينما فى حشرة Panorpa (من رتبة Mecoptera) يوجد حوالى ٦٠ عضواً حسياً فقط ، وبعض أعضاء الحس هذه (على الأقل) تختص بالتحكم فى ثبات الحشرة أثناء الطيران .

بالإضافة إلى أعضاء الحس ذات القبوة توجد أعضاء وترية يصل عددها أربعة وتوجد عند قاعدة كل جناح ، وينغمس واحد من هؤلاء فى العرق الضلعى ويخرج من الناحية القريبة عند قاعدة الجناح ، بينما تسير باقى هذه الأعضاء (الثلاثة أعضاء الباقية) فى اتجاه مائل عبر العرقين الكعبرى والأوسط وفى بعض الأحيان عبر العرق الذراعى أيضاً .

فى معظم الحشرات لا توجد مستقبلات ذاتية داخلية بالأجنحة أو عضلاتها ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة يوجد بكل جناح مستقبل للتمدد والانبساط وعضو وترى فى الصدر مرتبط بقاعدة الجناح . وفى الجراد الصحراوى التابع لجنس *Schistocerca* يمتد مستقبل التمدد والإنبساط إلى خلف العضلة تحت الجناحية مباشرة بينما يرتبط العضو الوترى من الناحية البطنية قليلاً (جيتروب Gettrup عام ١٩٦٢) . ويوجد مستقبل التمدد والانبساط فى حوريات العمر الثالث ويظهر بصورة متجانسة مع نفس المستقبلات الموجودة فى البطن . وقد وجدت هذه المستقبلات فى الحشرات التابعة لعائلات Tettigoniidae, Gryllidae, Acrididae ولكنها لم توجد فى الحشرات التابعة لعائلتى Blattidae, Gryllotalpidae . وهذه المستقبلات تختص بالتحكم فى حركة الأجنحة .

دبابيس الإتزان

تتحور الأجنحة الخلفية للحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة لتشكل دبابيس اتزان والتى هى عبارة عن أعضاء حس تختص بالمحافظة على ثبات الحشرة أثناء طيرانها . ويتكون كل دبوس اتزان من فص قاعدى وساق وعقدة طرفية Knob نهائية التى تظهر فى نهاية الساق ، وبالتالى فإن مركز ثقل هذه العقدة الطرفية يكون خلف الساق . ويكون التركيب العام لدبوس الإتزان صلباً ماعدا بعض الإنثناءات الموجودة على السطح البطنى بالقرب من القاعدة والتى تسمح ببعض الحرية للحركة ، بينما يكون جليد العقدة الطرفية النهائية رقيقاً ولكنها تظل محتفظة

بانتفاضها نتيجة وجود خلايا منتفخة تحتوى على فراغات داخلية كبيرة داخل هذه العقدة . ويكون دبوس الاتزان كبيراً فى الحشرات الأقل تخصصاً مثل *Tipula* ، أما فى حشرة Calliphora فإن طوله يكون حوالى ٠,٧ ملليمتر فقط .

يوجد على الفص القاعدى لدبوس الاتزان مجاميع من أعضاء الحس ذات القبوة والتى تتجانس مع المجاميع الموجودة عند قاعدة الجناح العادى (انظر برينجل Pringle عامى ١٩٤٨ ، ١٩٥٧) . وفى ذبابة Calliphora يوجد من الناحية الظهرية مجموعتان كبيرتان من أعضاء الحس ، وكل مجموعة تتكون من حوالى ١٠٠ عضو حسياً ذا قبوة . المجموعة الأولى تُكوِّن الصفيحة القاعدة بينما تُكوِّن المجموعة الثانية الصفيحة الاسطوانية الظهرية . وبالقرب من الصفيحة القاعدية توجد مجموعة صغيرة من أعضاء الحس ذات القبوة تسمى الحلمات الجانبية ، وتقع أسفل سطح دبوس الإتزان . يوجد أيضاً حلمة غير متميزة دائرية بالقرب من الصفيحة الإسطوانية وعند فحص السطح البطنى يوجد عليه صفيحة أسطوانية أخرى تحتوى على حوالى ١٠٠ عضواً حسياً ومجموعة من الحلمات الجانبية يصل عددها إلى حوالى عشرة . يرتبط بالسطح البطنى عضو حسى وترى كبير ، وآخر صغير ، والأخير يمشى رأسياً عبر القاعدة .

وتعمل أعضاء الحس السابقة على رد الفعل للقوى التى تؤثر عند قاعدة دبوس الاتزان أثناء الطيران ، كما تسمح بالحركات الرأسية لدبوس الإتزان و بعزم الدوران التى ينتج عن حركات الإلتفاف .

١٠-٧ العضلات المتصلة بالأجنحة Muscles associatecl with the wings

ينغمس عدد من العضلات مباشرة فى الصُّليبات الموجودة بقاعدة الجناح وتُسمى بعضلات الجناح المباشرة . وتخرج إحدى هذه العضلات من البلورا وتنغمس فى الصُّليبة الإبطية الثالثة وتعمل على ثنى الجناح للخلف ، وقد وجد فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة أن هذه العضلة تعمل بمساعدة عضلة أخرى تنغمس فى الصلبية الإبطية الأولى . ينتج تمددُ الجناح من وضع الإنثناء بواسطة عضلة واحدة أو أكثر تنغمس فى المنطقة تحت الجناحية وتخرج هذه العضلات من على فوق الاسترنة Episternum ، والاسترنة والحرقفة . وتوجد عضلة أخرى تخرج من الميرون Meron وتنغمس فى المنطقة تحت الجناحية ويصاحبها (فى الحشرات التابعة لعائلة Gryllidae ولرتبتى شعرية وحرشفية الأجنحة) عضلة أخرى من فوق الميرون Epimeron . وتعمل العضلات تحت الجناحية والقاعدية على مَدّ وخفض الجناح . وفى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات توجد عضلات أخرى والتى بالرغم من كونها لا ترتبط مباشرة بالأجنحة إلا أنها تحركها نتيجة الانحرافات التى تسببها للصدر . ويطلق على هذه العضلات اسم العضلات غير المباشرة ، ومن أهم هذه العضلات مجموعة العضلات الطولية والظهرية والعضلات التى تصل بين الترجة والاسترنة (العضلات الترجية الإسترنية) والتى تتكون من زوجين أو أكثر من العضلات وهذه العضلات تكون نامية بدرجة كافية عادة بينما تكون العضلات المائلة الظهرية صغيرة عادة أو غائبة .

الفصل الحادى عشر

العضلات

THE MUSCLES

نظرا لأن كثيراً من المعلومات عن عضلات الحشرات تتعلق بعضلات الطيران فإنه من المناسب دراسة العضلات بصفة عامة فى هذا الفصل . تنشأ كل العضلات فى الحشرات بنفس الطريقة المتعارف عليها ، أى من خلايا متطاولة تحتوى على العناصر الانقباضية ، وفى كثير من الحالات تتصل بجدار الجسم الداخلى من أحد طرفيها .

يختلف الترتيب الداخلى للخلايا العضلية باختلاف العضلات ، وتظهر هذه الصفة فى العضلات المحركة للأجنحة . ويشمل انكماش العضلات الخيوط المكونة لها والمنزلقة على بعضها ، ولو أن هذا الانكماش يمكن أيضا حدوثه للخيوط منفردة . تنبه العضلات للانقباض بوصول السيالات العصبية التى تسبب تغيرات موضعية فى الصفات الكهربائية للغشاء العضلى وتحث على حدوث التغيرات الكيماوية داخل الخلية . وعادة يسبب سيال عصبى واحد انقباضا عضلياً واحداً ، ولكن العضلات المتخصصة التى يمكنها التذبذب بتواتر عال تنقبض عدة مرات كنتيجة لوصول منبه عصبى واحد . وتعتمد السرعة التى تتذبذب بها العضلات فى هذه الحالات على الصفات الآلية لهذه العضلات ، وعلى التراكيب المرتبطة بها داخل الجسم . تنتج عضلات الطيران طاقة عالية جدا ، ويكون معدل الأيض فيها مرتبطا بانتاج طاقة أعلى منها فى أى نسيج آخر . وللمحافظة على هذا المستوى العالى من الأيض يجب تزويد العضلات بكميات كافية من الأكسجين والمادة الغذائية المنتجة للطاقة ، كما تتكيف الحشرات تشريحياً ووظيفياً وكيماويا لأداء هذه العملية .

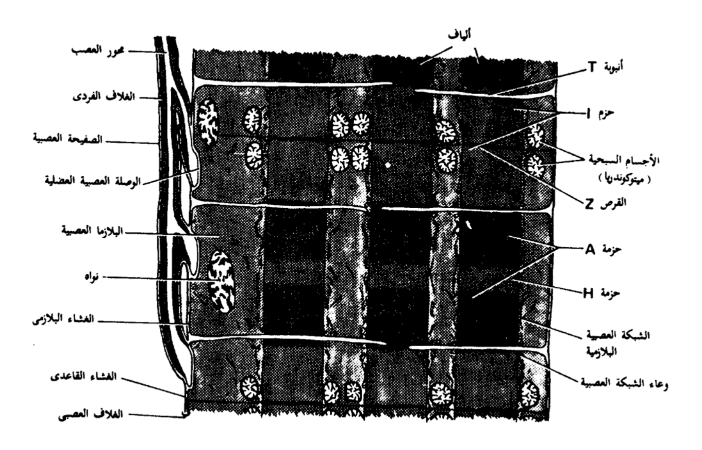
١١ – ١ التركيب Structure

١١-١-١ التركيب الأساسى للعضلة

تتكون كل عضلة من عدد من الألياف الطويلة عديدة الأنوية عادة ، وتشكل الخلايا الطول الكلى للعضلة . ترتبط كل ليفة عضلية بالجدار العضلى Sarcolemma الذى يشمل الغشاء البلازمى للخلية مضاف إليه الغشاء القاعدى (سميث Smith عام ١٩٦١) . ويُسمَى سيتوبلازم الليفة العضلية بالسار كوبلازم أو البلازما العضلية كما تُسمَى شبكة البلازما الداخلية أو الشبكة الاندوبلازمية (التى لاترتبط بالغشاء البلازمى) باسم الشبكة الساركوبلازمية أو شبكة البلازما العضلية .

ينبعج الغشاء البلازمى بعمق فى الليفة كقنوات نصف قطرية منتظمة بين الشريطين (ز) ، (ح) (Z & H bands) . وهذا النظام الخاص بالانبعاجات يُسمَى النظام الأنبوبى المستعرض (النظام ت T- system) . ويرتبط هذا النظام مع حويصلات الشبكة الساركوبلازمية (شكل ١١ — ١) . ويمكن أن تحتل الأنوية أوضاعًا مختلفة فى الخلية .

من أهم المظاهر المميز للخلايا العضلية وجود اللويفات العضلية Myofibrils التى ترقد فى الساركوبلازم ، وتمتد باستمرار من إحدى نهايتى الليفة إلى النهاية الأخرى . وقد يختلف ترتيب اللويفات ولكنها دائما تتصل اتصالًا وثيقاً بالأجسام السبحية (الميتوكوندريا) التى تعرف أحيانا باسم الساركوسومات .



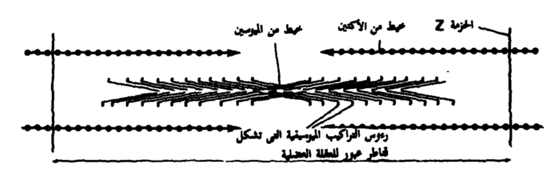
(شكل ١١-١) رسم توضيحى لمنظر جانبى لجزء من الليفة العضلية يبين تركيب المكونات الأساسية

تتكون اللويفات العضلية تباعًا من خيوط جزيئية تتركب أساسا من بروتينين : الميوسين والاكتين . وتكون خيوط الميوسين أقوى وأمتن وتتكون من عدد كبير من جزئيات الميوسين ذات التراكيب الطويلة التى لها رأس كروى من نهاية واحدة فقط . ويلاحظ فى كل ساركومير أن كل الجزئيات الموجودة فى نصف واحد تصطف فى اتجاه واحد ، بينما تصطف جزئيات النصف المقابل فى الاتجاه المعاكس (شكل ١١ - ٢) .

وللآن لم يتم استخلاص الميوسين نفسه من الخيوط السميكة لعضلات الحشرات ولكنه دائما مايكون مصاحبا لبعض جزئيات مركب الاكتوميوسين مما يدل على وجود هذا البروتين الأخير بصورة عادية فى العضلة .

يُحاط كل خيط من الخيوط السميكة بستة خيوط دقيقة من الاكتين (شكل ١١-٣أ) التى تتكون من سلسلتين من جزئيات الاكتين اللتين تلتويان على بعضهما . وتتجه خيوط الاكتين فى الاتجاهات المعاكسة على جانبى القرص (ز) (Z-disc) (شكل ١١-٢) حيث تلتصق مع بعضها بمادة غير متبلورة (أشهورست Ashhurst عام ١٩٦٧) .

ترتبط خيوط الاكتين مع الميوسين على مسافات بواسطة جسور مستعرضة تتشكل من النهايات ذات الرأس الكرَوى لجزئيات الميوسين . وهذه الجسور المستعرضة هى المسئولة عن الاستمرارية التركيبية والآلية على طول الليفة العضلية كلها (هوكسلى Huxley عام ١٩٦٥) . أما البروتين الإضافى المسمى تروبوميوسين Tropomyosin فإنه يوجد أيضا فى العناصر الانقباضية ولكن بكميات قليلة .

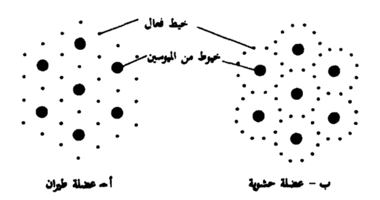


(شكل ١١-٢) رسم توضيحى يمثل اتجاهات العقل وتراكيب الميوسين وخيوطه فى عضلة (عن هكسلى ١٩٦٥) .

تصطف جميع خيوط الليفة العضلية ، وبالتالى تظهر الليفة كلها مخططة عرضيا ، وتبرز المظاهر الضرورية لهذه التخطيطات نتيجة وجود أقراص (ز) التى تجرى عبر الليفة على مسافات منتظمة مشكلة تقاطعات متتالية من وحدات تسمى عقلا عضلية (ساركوميرات) Sarcomeres . على كل جانب من أقراص (ز) ، تمتد خيوط الأكتين للأمام ولكنها لاتصل إلى مركز العقلة العضلية (الساركومير) .

بينما لاتصل خيوط الميوسين إلى أقراص (ز) ، ومن ثم فإن كل عقلة عضلية (ساركومير) تحتوى على شريط مضىء الصبغ عند كل نهاية وشريط معتم الصبغ فى الوسط يعرفان باسم الشريط متساوى الخواص (س) (I Band) والشريط متباين الخواص (م) (A. Band) . فى مركز الشريط (م) ، حيث تغيب خيوط الاكتين ، توجد منطقة أكثر شحوبا هى المنطقة ح (H Zone) . ويمكن أن تتواجد شرائط أخرى . وتحدث تغيرات عندما تنقبض العضلة (انظر شكل ١١ ــ ١) . تتجمع الألياف العضلية مع بعضها فى وحدات ، وتتكون كل واحدة من ١٠ ــ إلى

٢٠ ليفة ، وتنفصل عن الوحدة المجاورة بواسطة غشاء رغامى (Tracheolate membrane) . وتتكون كل عضلة من وحدة واحدة أو قليل من هذه الوحدات ؛ فمثلا توجد خمس وحدات فى عضلات الطيران الظهرية الطولية فى الجراد الصحراوى من جنس *Schistocerca* . ويمكن أن يكون لكل وحدة عضلية تغذية عصبية خاصة بها ، ولكن فى حالات أخرى يكون لكل عدد من الوحدات العضلية تغذية عصبية عامة ومشتركة حيث تؤدى وظيفتها معا كوحدة محركة (Motor unit) .

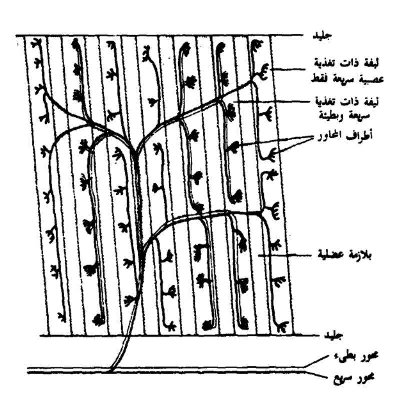


(شكل ١١-٣) رسوم توضيحية لتنظيم الخيوط العضلية فى أ - عضلة طيران ب - عضلة حشوية (عن سميث وآخرين ١٩٦٦)

التغذية العصبية Innervation تتكون التغذية العصبية للعضلة من عدد قليل من المحاور الطويلة . وكقاعدة ، تزود كل وحدة عضلية عصبيا بمحورين أحدهما سريع والآخر بطىء (أنظر المحاور السريعة والبطيئة) . وأحيانا أيضا تزود الوحدة العضلية بمحور عصبى ثالث مثبط ، وتسمى هذه الحالة بالتغذية العصبية المتعددة (Multiple innervation or polyneuronal) .

تصل إلى وحدة كل عضلة نهايات من العصب السريع ، وربما تغذى بعضها أيضاً بعصب بطىء (شكل ١١-٤) . ففى عضلات القفز فى الجراد من جنس *Locusta* يصل فروع من كلا المحورين العصبيين إلى حوالى ٤٠٪ من الألياف العضلية ، ولكن وجدت محاور عصبية سريعة فقط فى عضلات الطيران للحشرات التابعة لرتب الرعاشات (Odonata) ومستقيمة الأجنحة (Orthoptera) وثنائية الأجنحة (Diptera) وغشائية الأجنحة (Hymenoptera) .

فى بعض الأحيان ، تؤدى أجزاء مختلفة من العضلة وظائف متباينة ، وفى هذه الحالة فإن كل جزء يكون له تغذية عصبية منفصلة . فالجزء الخلفى من العضلة القاعدية الجناحية (Basalar muscle) لحشرة *Oryctes* تختص فقط بانخفاض الجناح وتصلها تغذية عصبية من محاور سريعة فقط ، أما الجزء الأمامى فإنه يتحكم فى اهتزازات الجناح وتغذيته العصبية معقدة حيث تتكون من عدد من المحاور العصبية يصل عددها إلى أربعة أحدها محور محيط (أكيدا وبويتيجر Ikeda & Boettiger عام ١٩٦٥) .



(شكل ١١-٤) رسم توضيحي يبين تعصيب وحدة عضلية نموذجية . جميع الألياف تستقبل أفرعا من المحور السريع ، مع البعض منها يرد لها أطراف من المحور البطيء

وبصفة عامة فى الحشرات ، يوجد كثير من النهايات العصبية التى تتفرع على مسافات بين الواحدة والأخرى حوالى ٣٠ - ٤٠ ميكرون على طول كل ليفة عضلية (شكل ١١ - ٤) . وعند وجود تغذية عصبية ثنائية (من محاور سريعة وبطيئة) فإنه من المحتمل أن تصل نهايات كلا المحورين على مستوى واحد على الليفة

الإمتداد الأكسجينى (Oxgyen supply) نظرا لأن الانقباض العضلى يحتاج إلى طاقة أيضية فإن العضلات تزود بقصبات هوائية كثيرة ، ويظهر ذلك جليا فى عضلات الطيران حيث يتخصص الجهاز القصبى دائما فى المحافظة على إمداد العضلات بالأكسجين أثناء الطيران . فى معظم العضلات تتصل القصيبات الهوائية اتصالا وثيقا بالسطح الخارجى لليفة العضلية ، ولكن فى عضلات الطيران لكثير من الحشرات تخترق هذه القصيبات الغشاء العضلى لتنتشر بين الليفة العضلية لأداء وظيفتها .

١١ - ٢ طاقة الانقباض العضلى Energetics of muscle conteraction

إن الضغط الذى تبذله عضلات الحشرات ليس استثنائياً . فمثلا ، تبذل عضلات الفك العلوى لبعض الحشرات ضغوطا تتراوح ما بين ٣,٦ - ٦,٩ كجم/ سم^{2} ، بينما تقدر هذه الضغوط فى عضلة الساق الباسطة

لحشرة *Decticus* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) بحوالى ٥,٩ كجم/ سم٢ بالمقارنة بعضلة الانسان التى تتراوح الضغوط فيها ما بين ٦ – ١٠ كجم/ سم٢ .

تتناسب الطاقة المبذولة من العضلة مع مساحة القطاع العرضى لها ، وعموماً فهذه المساحة لا تعتبر كبيرة فى الحشرات . ولكن فى بعض العضلات مثل عضلة الساق الباسطة فى الجراد ، تظهر مساحة القطاع العرضى كبيرة نتيجة الاندراج المائل للألياف العضلية فى جدار الرجل ، ونتيجة لذلك يمكن لهذه العضلة أن تمارس جهد سحب قدره حوالى ٨٠٠ جراما .

تعتبر القوى المبذولة من عضلات الطيران غير عادية ، فالتواتر الانقباضى للعضلات أثناء الطيران هائلا واستثنائيا ويتراوح مردود القوى الكلية مابين ٣٥ – ١٧٥ وات/ كجم ، بالمقارنة بمردود يتراوح مابين ١٥ – ١٧ وات/ كجم فى الانسان (انظر ويس – فوخ *Weis - Fogh* عام ١٩٦١) .

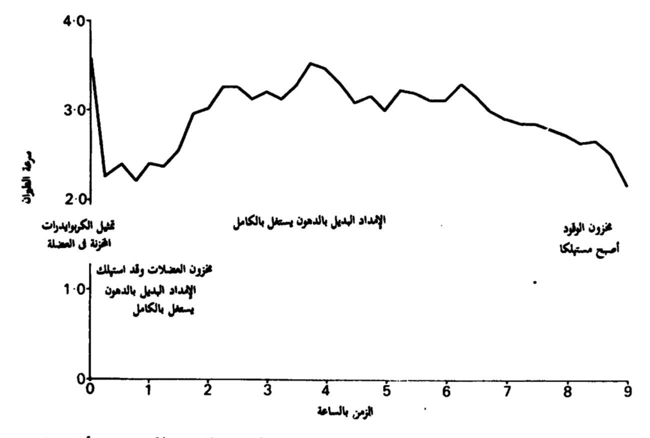
ويحتاج مردود القوة هذا إلى إنفاق هائل من الطاقة ، وتعتبر معدلات الأيض فى عضلات الطيران للحشرات النشطة أعلى من المعدلات التى تسجل فى أى نسيج آخر داخل الجسم . ففى عضلة الطيران للجراد يتراوح معدل الأيض أثناء الطيران مابين ٤٠٠ – ٨٠٠ كيلو كالورى/ كجم/ ساعة ، وفى نحلة العسل يتراوح هذا المعدل مابين ١٣٠٠ – ٢٢٠٠ كيلو كالورى/ كجم/ ساعة . وهذه المعدلات تبين زيادة فى معدل الأيض أثناء الطيران تبلغ حوالى ١٠٠ ضعف هذا المعدل أثناء الراحة .

١١–٢–١ المواد المنتجة للطاقة (الوقود)

تختلف المواد التى يستمد منها الطاقة باختلاف الحشرات . فالحشرات التابعة لرتبتى غشائية وثنائية الأجنحة تستعمل المواد الكربوايدراتية ، وهكذا يفعل الصرصور الأمريكى بالرغم من أن الأكسدة فى هذه الحالة لاتكون تامة . ويستعمل الجراد والمن المواد الكربوايدراتية عند بداية الطيران أما بعد ذلك وباستمرار عملية الطيران فإنهما يحرقان الدهن الذى يعتبر المادة المنتجة للطاقة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة . ويستعمل الجراد أولا النشا الحيوانى (الجليكوجين) المخزن فى عضلات الأجنحة لأنه يعتبر الوقود المتاح والسريع فى عملية الأيض . ويرتبط استعمال هذا الوقود بسرعة الطيران التى تقدر بحوالى ٤ متر / ثانية أو أكثر (شكل ١١–٥) ولكن سرعان مايستنفذ وينتهى التزويد الموضعى للجليكوجين وتهبط سرعة الطيران ، ويستغرق تحريك الدهن بعض الوقت ولكن بمجرد وصوله إلى عضلات الطيران ترتفع سرعة الطيران إلى ٣ متر/ ثانية أو أكثر وتظل فى حالة ثبات لعدة ساعات (ويس – فوخ *Weis - Fogh* عام ١٩٥٢) .

فى أى حشرة يعتبر الاحتياطى فى عضلات الطيران ثابتا وبالتالى يجب توالى جذب المواد المنتجة للطاقة من اى مكان من الجسم . ويشكل سكر التريهالوز الموجود فى الهيمولمف إحتياطى كربوايدراتى هام فى كثير من الحشرات بينما يعتبر الجلوكوز أكثر أهمية فى نحلة العسل . يتعزز الجلكوجين الموجود فى العضلات وفى الجسم الدهنى أثناء طيران ذبابة الدروسوفيلا وبعوضة الكيولكس (من رتبة ثنائية الأجنحة) ، بينما تعتبر السكريات الموجودة فى حوصلة ذبابة الخيل *Tabanus* (من رتبة ثنائية الأجنحة) وفى معدة العسل فى نحلة العسل مصادر انتاج الطاقة فى هذه الحشرات . وقد وجد أن الاحتياطى الدهنى الأساسى الذى يستعمل فى طيران الجراد الصحراوى موجود فى الجسم الدهنى ، وأن انتقاله إلى العضلات يستلزم إجراء عملية أسترة له (بيناكيرز Beenakkers عام ١٩٦٥) .

يعتبر الدهن أكثر مناسبة من الكربوايدرات كاحتياطى للطاقة فى الحشرات التى تطير لمسافات طويلة لأن الدهن ينتج طاقة تقدر بحوالى ضعف الطاقة التى تنتجها المواد الكربوايدراتية فى وحدة الوزن ؛ حيث إن جرام واحد من الدهن ينتج ٩,٣ كيلو كالورى، بينما ينتج الجرام الواحد من الكربوايدرات ٤,١ كيلو كالورى فقط . أما الجليكوجين الذى يعتبر الإحتياطى الكربوايدراتى العام فإنه يتحلل مائيا بقوة ويكون أثقل ثمانى مرات عن الكمية المساوية لإنتاج السعرات من الدهن .



(شكل ١١–٥) سرعة طيران ذكر الجراد فى جهاز قياس السرعة توضح التغير فى السرعة الناشئة عن الإمدادات بالوقود (عن ويس وفوخ ١٩٥٢) .

مما تقدم يتضح أن أى حشرة يمكن أن تخزن كميات كبيرة من الطاقة كدهن وأن ٨٥٪ من الطاقة تخزن فى الجراد على هذا الشكل (ويس – فوخ Weis - Fogh عام ١٩٥٢) . ويتميز الدهن عن الكربوايدرات فى أن الأول ينتج حوالى ضعف كمية الماء عند الاحتراق وبالتالى فإن تأثيرات فقد الماء خلال الطيران الطويل تكون متوازنة فى حالة استعمال الدهون كوقود .

القسم الثالث

البطن والتناسل والتطور

The abdomen, reproduction and development

الفصل الثانى عشر

البطن THE ABDOMEN

تعقيل منطقة البطن فى الحشرات أكثر وضوحاً عن تعقيل منطقتى الرأس والصدر . وتتركب البطن من عدد من العقل المتماثلة فى التكوين ولكن العقل الموجودة بالطرف الخلفى قد تتحور إلى أعضاء تناسلية أو آلة وضع للبيض . العقل الموجودة بالطرف الأمامى متماثلة تقريباً فى تركيبها العضلى وهى المسئولة عن عمليات انضغاط وامتداد البطن أى الحركات المتعلقة بتهوية الجهاز القصبى . عموماً فإن البطن تكون خالية من الزوائد إلا من بعض الزوائد التناسلية وكذلك يوجد زوج من الزوائد الجانبية تُسمى بالقرون الشرجية Cerci التى تعمل ... على إحدى العقل الخلفية ووظيفتها فى الغالب حسية وتوجد فى مجموعة الحشرات الغير مجنحة زوائد تسمى بالزوائد القبل تناسلية Pregenital appendages . أما اليرقات المائية فغالباً تحمل خياشيم فى حين أنه فى كثير من يرقات الحشرات ذات التطور التام تحمل زوائد بطنية تسمى بالأرجل الأولية Prolegs .

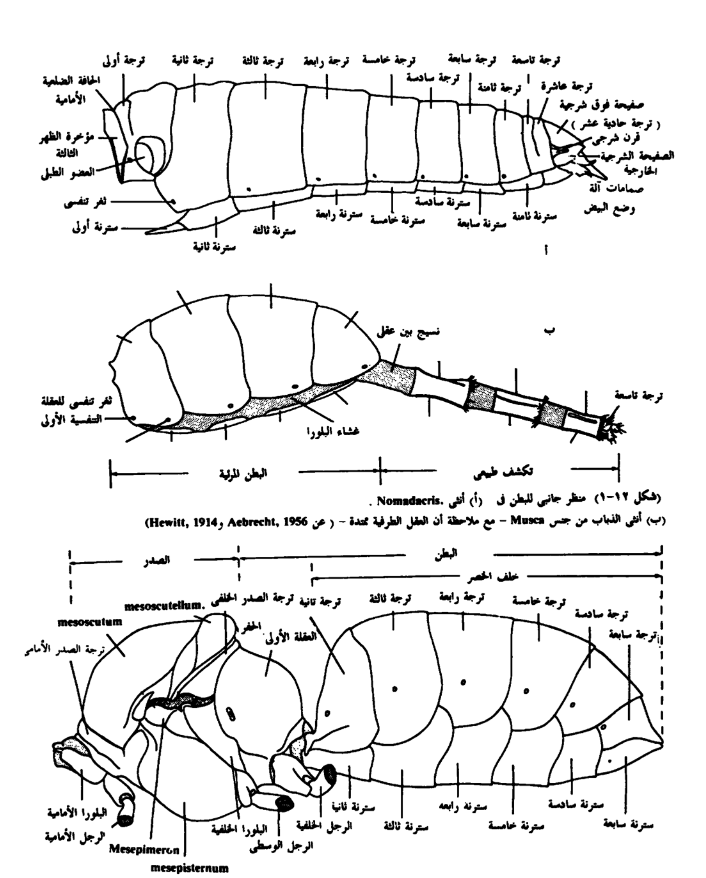
١٢-١ تعقيل البطن Segmentation of the abdomen

١٢-١-١ عدد العقل البطنية

تركب البطن أساساً من إحدى عشر عقلة بالإضافة إلى عقلة خلف الدبر Post-Segmental telson التى تحمل فتحة الشرج . هذا التركيب الكامل لايظهر إلا فى الحشرات الكاملة من رتبة أولية الذنب Postura وفى أجنة بعض الحشرات ذات التطور النصفى ، حيث إنه فى جميع الحالات الأخرى توجد العقل على درجات مختلفة من الاختزال فى عددها .

عموما يكون تعقيل البطن أكثر وضوحاً فى رتب الحشرات ذات التطور النصفى عن ذنب الحشرات الأكثر تخصصاً أو ذات التطور التام فمثلاً فى حشرات فصيلة Acrididae تظهر الإحدى عشرة عقلة بوضوح (شكل ١٢ - ١أ)فى حين أنه فى حشرات فصيلة Muscidae يمكن رؤية من اثنين إلى خمس عقل ، إذ إن العقل من السادسة إلى التاسعة متراكبة تلسكوبيا داخل العقل السابقة (شكل ١٢-١ب) . يشذ عن ذلك حشرات الكولمبولا حيث تتركب البطن فيها من ست عقل .

وعموما فإن منطقة البطن تكون مميزة عن منطقة الصدر ولكن فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة تلتحم العقلة البطنية الأولى مع العقل الصدرية لتكون مايعرف بالخصر Propodeum (شكل ١٢-٢) .



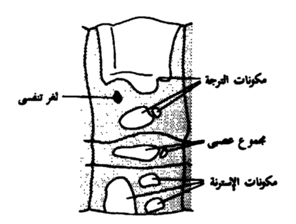
(شكل ١٢-١) منظر جانبى للبطن فى (أ) أنثى .Nomadacris .

(ب) أنثى الذباب من جنس Musca - مع ملاحظة أن العقل الطرفية ممتدة - (عن Aebrecht, 1956 وHewitt, 1914)

(شكل ١٢-٢) منظر جانبى لمنطقتى الصدر والبطن فى جنس Apis (عن Snodgrass, 1956) .

١٢-١-٢ تركيب العقل البطنية

تتركب العقلة البطنية النموذجية من ترجة Tergum وسترنة Sternum وهما ذات تركيب متصلب ويتصلان معاً بغشاء يُسمَّى بالبلورا Pleura (شكل ١٢ ــ ٥) . وفى كثير من يرقات الحشرات ذات التطور التام لايحدث تصلب بالعقل وبالتالى تتركب البطن من سلسلة من العقل الغشائية كما فى كثير من يرقات رتبة غشائية الأجنحة وبعض يرقات غمدية الأجنحة ومعظم يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، والمناطق المتصلة بالجسم فى هذه اليرقات تكون عبارة عن مساحات صغيرة تحمل شعور حسية trichoid Sensilla . وفى حشرات أخرى قد تزداد درجة التصلب بوجود صليبات بغشاء البلورا (شكل ١٢ ــ ٣) ، وهذه الصليبات قد تحمل زوائد ؛ فمثلا تنشأ الأقلام التناسلية فى الحشرات ذات الذنب الشعرى والخياشيم التنفسية فى ذباب مايو على مثل هذه الصليبات .



(شكل ١٢-٣) منظر جانبى لعقلة بطنية فى يرقات من جنس Calosoma (عن Snodgrass, 1935)

وعادة الجزء الخلفى لكل عقلة يتخطى الجزء الأمامى من العقلة التالية وأحياناً قد تلتحم العقل المتتالية كليا أو جزئيا ، فمثلا فى الجراد Acrididae تلتحم ترجات العقلتين التاسعة والعاشرة (شكل ١٢ ــ ٣) .

وتحمل عقل البطن ثغر تنفسى على كل جانب وقد توجد هذه الثغور على غشاء البلورا (شكل ١٢ ــ ٣) أو على جانبى الترجة أو السترنة .

وتوجد الفتحة التناسلية فى ذكور الحشرات على العقلة التاسعة . أما فى معظم إناث الحشرات فتفتح القناة المبيضة على أو خلف العقلة الثامنة أو التاسعة ويشذ عن ذلك إناث حشرات رتبتى ذباب مايو وجلدية الأجنحة حيث توجد الفتحة التناسلية خلف العقلة السابعة وتحدث تحورات عديدة للعقل التناسلية حيث تتحور فى الذكر لتكوين جهاز التلقيح وكذلك تتحور فى الإناث لتكوين آلة وضع البيض .

تكون العقلة البطنية العاشرة عادة كاملة التكوين . أما العقلة الحادية عشرة فغالبا ما تظهر كفص ظهرى تسمى بالصفيحة فوق شرجية epiproct ، وفصان جانبيان يعرف كل منهما بالصفيحة الشرجية الخارجية Poroproct

فى الحشرات المائية تحدث تحورات عديدة فى العقل الطرفية ويكون ذلك مرتبطاً بالتنفس فقد تستطيل العقلة الثامنة وتكون ممصًا تنفسيًّا كما فى يرقات Eristalis . وفى يرقات البعوض يظهر الممص التنفسى كنتوء ظهرى من العقلة الثامنة .

١٢-٢ زوائد البطن abdominal oppendages

قد تحمل البطن عدداً من الزوائد قد يستمد بعضها من زوائد أساسية وكذلك قد توجد زوائد أخرى تعتبر كأعضاء ثانوية نمت بطريقة مستقلة عن الزوائد الأولية

١٢-٢-١ الزوائد الأولية

تحمل العقلة الحادية عشرة زوجاً من الزوائد هى القرون الشرجية Anal cera وتنشأ من غشائى الصفيحة الفوق شرجية والصفيحة الشرجية الخارجية وفى حالة غياب العقلة الحادية عشرة تنشأ القرون الشرجية من العقلة العاشرة . وتوجد القرون الشرجية فى الحشرات العديمة الأجنحة وفى رتبة الحشرات نصفية التحول فيما عدا hemipheroids ، وفى الحشرات تامة التحول توجد قرون شرجية فى رتبة Mecoptera وربما أيضا فى Symphyta

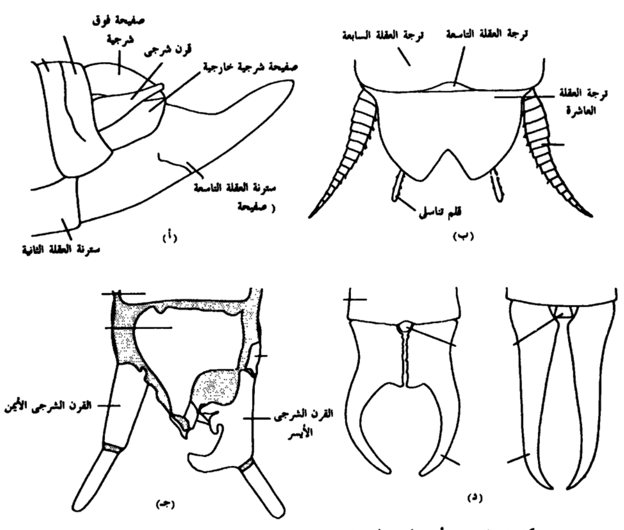
تتخذ القرون الشرجية أشكالا مختلفة . قد تكون بسيطة غير مقسمة كما فى رتبة مستقيمة الأجنحة (شكل ١٢-٤أ) ، أو مقسمة كما فى رتبة الصراصير وفرس النبى (شكل ١٢-٤ب) ، وقد تكون قصيرة جداً أو طويلة خيطية متساوية ، أو أطول من طول الجسم كما فى رتبة الذنب الشعرى وذباب مايو وقد تتعدد أشكال القرون الشرجية بداخل المجموعة الواحدة كما فى Acridoidea (Uvarov, 1966)

ووظيفة القرون الشرجية أساساً حسية حيث يتمفصل عليها العديد من شعيرات حسية خيطية . وبالتالى تعمل هذه الشعيرات كأعضاء حس للمس أو لحركة الهواء وأحياناً قد تعمل كمستقبلات صوت .

وقد تختلف القرون الشرجية فى ذكور وإناث الجنس الواحد وبالتالى يعتقد بأنه قد تكون لها وظيفة عند الجماع . فالقرون الشرجية فى إناث Calliptamus (رتبة مستقيمة الأجنحة) تبدو مخروطية بسيطة الشكل أما فى الذكر فتظهر طويلة مفلطحة وقد تحمل من ٢ - ٣ فصوص قمية بها أسنان قوية متجهة إلى الداخل .

وفى يرقات الرعاشات من تحت رتبة Zygoptera تتحول القرون الشرجية إلى خياشيم تنفسية . أما فى يرقات ذباب مايو فالقرون الشرجية « الريشية » الشكل تشترك مع الخيط الطرفى الخلفى فى دفع الحشرة إلى الأمام فى الماء .

ولا يستمر وجود الزوائد البطنية الأولية على العقلة العاشرة أما زوائد العقلة الثامنة والتاسعة فتتحور غالبا إلى أعضاء تناسلية خارجية وقد تحمل عقل البطن الأمامية زوائد ، ولكن من المتفق عليه أنها تنشأ فقط كزوائد عقلية فى الحشرات عديمة الأجنحة .



(شكل ١٢-٤) بعض أنواع القرون الشرجية :-
(أ) جنس Nomadacris (ب) جنس Periplaneta (جـ) جنس Idiaembia (د) جنس Forficula

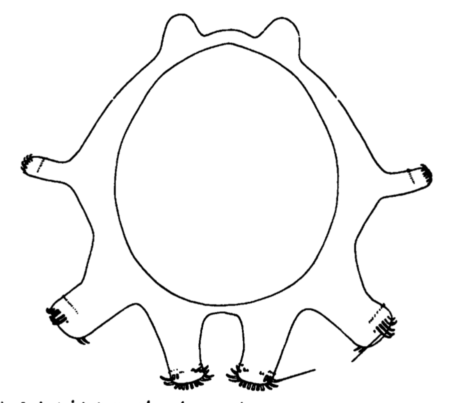
١٢-٢-٢ الزوائد الثانوية

زوائد البطن تكون غائبة من على العقل الأمام تناسلية فى معظم الحشرات الكاملة فيما عدا الحشرات العديمة الأجنحة . ولكن تنتشر هذه الزوائد على يرقات الحشرات ذات التحول التام،وقد تأخذ شكل خياشيم تنفسية فى اليرقات المائية . ويعتقد بعض الباحثين أن هذه الزوائد تنشأ من الزوائد الأولية (Sondgrass) ولكن من الأصح اعتبار معظم زوائد البطن كنموات ثانوية (Hinton, 1955) .

وتوجد خياشيم تنفسية على عقل البطن فى العديد من يرقات الحشرات المائية ، فمثلا حشرات رتبة ذباب مايو تحمل ستة أو سبعة أزواج من الخياشيم الورقية أو الخيطية الشكل وتتحرك هذه الخياشيم بواسطة عضلات ، وقد تلعب دوراً مباشراً فى تبادل الغازات ، والغالب ترجع أهمية الخياشيم إلى استمرار تدفق الماء حول جسم الحشرة ،

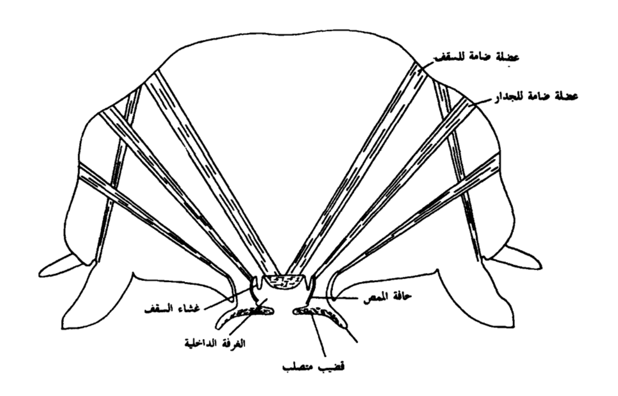
كذلك قد توجد حزم شعرية خيشومية على العقل البطنية الأولى والثانية وربما الثالثة أيضا . يرقات جنس Sialis (رتبة Megaloptera) تحمل سبعة أزواج من الخياشيم التنفسية كل منها يتركب من خمس حلقات (شكل ١٢-٧أ) وكذلك تخرج زائدة خيطية طرفية من العقل التاسعة . وتوجد خياشيم تنفسية مماثلة ولكن غير مقسمة فى يرقات حشرات غمدية الأجنحة .

تخرج زوائد شبه قديمة كنموات من جدار الجسم فى العديد من يرقات الحشرات ذات التحول التام وتعرف بالأرجل الأولية Prolegs . تتمدد هذه الزوائد بواسطة ضغط الدم وتتحرك بواسطة عضلات جدار الجسم بالإضافة إلى عضلات أخرى موضع إتصالها بقاعدة الأرجل الأولية . وقد يزود الطرف البعيد للأرجل الأولية بأشواك أو مشابك بواسطتها تتعلق الحشرة بأسطح البيئة . وقد تكون الأرجل الأولية غير كاملة النمو وتحل محلها وسادة لحمية مزودة بأشواك والتى تُسمَى فى هذه الحالة بحاشية الزحف Creeping welt وتكون بذلك شبيهة بالأرجل الأولية . تنتشر حاشية الزحف والأرجل الأولية فى يرقات حشرات ثنائية الأجنحة وقد يحمل بعضها عدة أرجل أولية على العقلة الواحدة (شكل ١٢-٥) . وفى حالات أخرى قد تنتشر حاشيه الزحف دائرياً حول العقلة .



(شكل ١٢ ــ ٥) قطاع عرضى فى عقلة بطنية فى يرقة tabinid مبيناً العديد من الأرجل الأولية بالإضافة إلى أزواج ظهرية وجانبية .
(عن Hinton ، 1955)

ويوجد باليرقات التابعة لفصيلة Blepharoceridae ــ التى تعيش فى الأنهار الجارية أو الشلالات ــ ممص على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة . كل ممص به حافة رخوة خارجية وبحد أمامى غير كامل ، (شكل ١٢-٦)



(شكل ١٢-٦) قطاع عرضى فى العقلة البطنية السادسة فى يرقة blepharacerid مبيناً الممص البطنى .

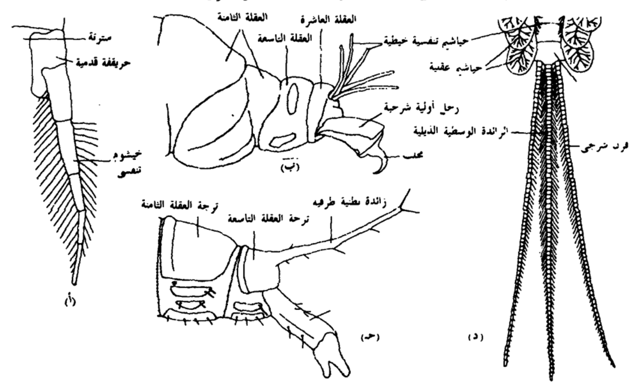
فى حالة عدم وجود ممصات فتستطيع الكثير من يرقات ثنائية الأجنحة أن تحدث تأثير الممص بواسطة رفع الجزء الوسطى للسطح البطنى مع إبقاء الجزء الأمامى والخلفى على إتصال بالسطح .

أخيراً قد تستعمل الأرجل الأولية للإمساك بالفريسة فى عدد قليل من يرقات ثنائية الأجنحة مثل يرقات جنس Vermileo

وتنشأ أيضا أرجل أولية واضحة فى يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، يوجد زوج منها على العقل البطنية من الثالثة إلى السادسة وكذلك العقلة العاشرة . وتشير بعض دراسات علم الأجنه إلى أن هذه الأرجل الأولية قد تكون ذات تسلسل متجانس بالأرجل الصدرية . ولكن معظم الأدلة الأخرى تعارض هذا الإعتقاد (Hinton, 1955) . تزود الأرجل الأولية من الطرف البعيد بإبر شوكية التى تكون حلقة كاملة .

وتختلف عدد الأرجل الأولية فى يرقات حرشفية الأجنحة ، فيرقات فصيلة Megalapygidae تحمل أرجل أولية على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة وأيضاً العاشرة ، مع ملاحظة أن تلك التى توجد بالعقل الثانية إلى السابعة لايوجد بها إبر شوكية وفى حالات أخرى قد يختزل عدد الأرجل الأولية فمثلا فى فصيلة Geometridae يوجد منها زوجان فقط على العقلتين السادسة والعاشرة وقد تختفى كليا من يرقات ناخرات الأوراق ومن الحشرات التابعة لفصيلة Eucleidae ولكن بعضها قد يحمل ممصات بطنية ضعيفة التكوين على العقل البطنية من الأولى إلى السابعة .

وفى بعض يرقات فصيلة Notodontidae تكون الأرجل الأولية الشرجية متحورة إلى أغراض دفاعية . ففى جنس Cerura تظهر كنموات رفيعة عادة تتجه إلى الخلف. ولكن فى حالة لمس طرف بطن اليرقة فإنها تنثنى إلى الأمام وتقذف زائدة رفيعة وردية اللون من طرف كل نمو وفى نفس الوقت ترفع اليرقة رأسها وصدرها من على سطح الأرض وتفرز حامض الفورميك من غدة بطنية توجد بعقلة الصدر الأول .



(شكل ١٢ - ٧) الزوائد البطنية فى يرقات بعض الحشرات المجنحة (أ) منظر ظهرى للخياشيم التنفسية فى جنس Sialis
(ب) منظر جانبى للعقل البطنية الطرفية فى جنس Hydropsyche (رتبة ترايكوبترا) مبيناً الخياشيم التنفسية وأرجل أولية شرجية .
(حـ) منظر جانبى للعقل البطنية الطرفية فى جنس Oades (رتبة غمدية الأجنحة) مبينا الزائدة البطنية الطرفية
(د) منظر ظهرى للعقل البطنية الطرفية فى جنس Heptagenia (رتبة ذباب مايو) مبيناً الخياشيم التنفسية والقرون الشرجية والزائدة الوسطية الذيلية (عن Snodgrass, 1935)

١٢-٢-٣ زوائد بطنية أخرى

قد توجد زوائد بطنية أخرى بخلاف الأرجل الأولية والخياشيم التنفسية وهذه الزوائد قد تتخذ شكل كنمو وسطى للعقلة البطنية الأخيرة . وحشرات رتبتى ذباب مايو والذنب الشعرى بهما خيط خلفى يشبه القلمين التناسليين . وليرقات الرعاش من تحت رتبة Zygoptera خيشوم وسطى على الصفيحة الفوق شرجية . أما يرقات الحشرات التابعة لفصيلة Sphingidae فتوجد بها شوكة طرفية على الجهة الظهرية للعقلة العاشرة . ويوجد بيرقات البعوض والهاموش أربع حلمات مرتبة حول فتحة الشرج . وتقوم هذ الحلمات بوظيفة تنظيم المحتوى الملحى فى جسم الحشرة . وفى المن يوجد زوج من النموات على هيئة أنابيب تُسمَى قرنيات Cornicles تمتد من الجهة الظهرية للعلقة السادسة . وهذه الزوائد تخرج سائل شمعى قد يحمى الحشرة من المفترسات Lindsay (1969) .

الفصل الثالث عشر

الجهاز التناسلى

THE REPRODUCTIVE SYSTEM

يتركب الجهاز التناسلى فى الذكر والأنثى أساساً من زوج من الغدد التناسلية gonads تتصلان بقناة وسطية مؤدية إلى الفتحة التناسلية gonopore.وغالبا ما توجد غدد مساعدة تناسلية accessory glands تكون مسئولة فى حالة الذكر عن تكوين المستودع المنوى Spermatophore والحفاظ على حيوية الحيوانات المنوية.أما فى الأنثى فتوفر المادة الصمغية التى تلصق البيض على أسطح البيئة الخارجية أو توفر المادة المكونة لكيس البيض . كما يوجد فى الأنثى قابلة منوية Spermatheca ووظيفتها تخزين الحيوانات المنوية بعد الجماع .

وتتركب الغدد التناسلية من سلسلة من الأنابيب توجد بقمة كل واحدة المنطقة الجرثومية *germarium* التى تحتوى على مولدات الخلايا الجنسية Premodial sex cells حيث تنشأ منها أمهات المنى spermatogonia فى الذكر وأمهات البيض oogonia فى الأنثى،وأثناء عبورها فى اتجاه قاعدة الأنبوبة تمر بمراحل متتالية من التطور أو النمو .

ينشأ من كل خلية منوية ثانوية secondary Spermatogonium أربعة حيوانات منوية فى حين ينشأ من كل خلية بيضية ثانوية Secondory oogonium بويضة واحدة .. فى بعض الحالات يتم توفير عناصر أساسية لنمو البويضات بواسطة خلايا متخصصة تعرف بالخلايا المغذية nurse cells ويتحصل على الجزء الأكبر من المح من مواد بروتينية منقولة من الهيمولميف . ويكون انتاج المح تحت تأثير هرمونى ، ونتيجة لترسيبه يزداد حجم البويضات وتغلف بقشرة خارجية تمر فى قناة المبيض ويحدث أحياناً تحت ظروف معينة إعادة امتصاص البويضات .

وعند خروج الحشرات من الانسلاخ الأخير لا تكون دائماً ناضجة جنسياً ، وفى بعض أجناس الحشرات قد يوجد دور يكون الطور كاملا مما يؤدى إلى حدوث تأخير فى تكوين الخلايا الجنسية الناضجة .

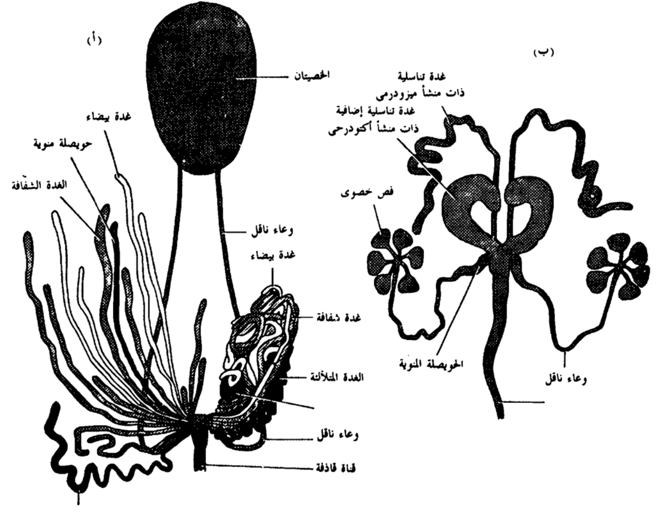
الذكر MALE

١٣-١ تشريح أعضاء التناسل الداخلية فى الذكر

Anatomy of male internal reproductive organs

يتركب الجهاز التناسلى فى الذكر من خصيتين (testes) تتصل كل منهما بحويصلة منوية Seminal vesicle,وتتصل الحويصلتان المنويتان بقناة قاذفة وسطية (شكل ١٣-١)۰ويوجد فى معظم الحشرات عدد من الغدد المساعدة التناسلية التى تفتح فى الأوعية الناقلة Vasa deferentie أو فى القناة القاذفة .

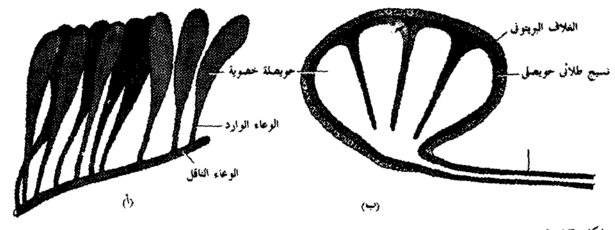
الخصية Testis : تقع الخصيتان فى منطقة البطن أعلى أو أسفل القناة الهضمية وغالبا ما تتواجدان بالقرب من الخط الوسطى الظهرى . تتركب كل خصية عادة من عدد من أنابيب أو حويصلات منوية testes tubes or follicles وتوجد أحيانا أنبوبة خصوية واحدة كما فى الحشرات التابعة لتحت رتبة *Adephage* (رتبة غمدية الأجنحة) أو أنبوبتان كما فى القمل . أما فى الحشرات التابعة لفصيلة *Acrididae* فيوجد بكل خصية أكثر من ١٠٠ أنبوبة خصوية ، وفى حالات أخرى كما فى رتبة حرشفية الأجنحة لا يوجد فصل كامل بين الأنابيب الخصوية (شكل ١٣-٢ ب) . وفى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تتركب الخصية من أكياس غير مقسمة يمكن اعتبارها كحويصلة خصوية واحدة وفى بعض الأحيان قد تتركب الخصية من سلسلة من الفصوص كل منها يحتوى على عدد من الحويصلات . ففى الذكور التابعة لجنس *Prionoplus* تتركب كل خصية من عدد من الفصوص يتراوح ما بين ١٠ إلى ١٥ فصاً . وبكل فص يوجد حوالى ١٥ حويصلة (١٣-١ ب) وغالباً ما تظهر الخصيات فى الحشرات عديمة الأجنحة Apterygota على هيئة أكياس غير منفصلة . وفى هذه الحالة يكون من الصعب مقارنتها



(شكل ١٣ -١) الجهاز التناسلى الذكرى فى :
(أ) جنس **Locusta** ، يلاحظ أن العدد الغدد التناسلية الإضافية (المساعدة) فى وضعها الطبيعى فى الجهة اليمنى ، ومنفصلة فى الجهة اليسرى
(ب) جنس **Temebrid** . (عن Uvarov, 1966 & Imms, 1957)

بالغدد التناسلية لحشرات أخرى ، حيث إن المنطقة الجرثومية تتخذ وضعا جانبياً بالخصية بدلا من المكان الطرفى فى الحالات العادية .

الأوعية الناقلة Vas deferens : يخرج من كل حويصلة خصوية أنبوبة قصيرة دقيقة تعرف بالوعاء الوارد Vas efferens الذى يفتح بالتالى فى وعاء ناقل (١٣-٢ أ) . والوعاء الناقل عبارة عن أنبوبة يغلفها نسيج طلائى سميك نسبياً يرتكز من الخارج على غشاء قاعدى يليه للخارج طبقة من عضلات دائرية . يتجه الوعاء الناقل من كل خصية للخلف ويتصل بالطرف البعيد للقناة القاذفة . وفى كثير من الأحيان قد ينتفخ الوعاء الناقل مكوناً حويصلة منوية Seminal Vesicle (شكل ١٣-١ ب) . أما فى حالات أخرى كما فى ذكور الحشرات التابعة لفصيلة *Acrididae* فإن الحوصلات المنوية تنشأ كتراكيب منفصلة من القناة القاذفة (شكل ١٣-١ أ) فى حين أنه فى بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة توجد حويصلة منوية واحدة وسطية .



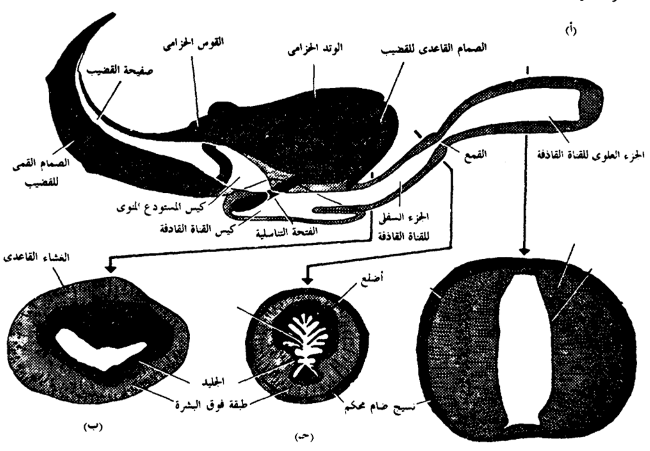
شكل (١٣-٢)
(أ) سلسلة من حويصلات خصوية تفتح كل منها مستقلة فى الوعاء الناقل ، كما فى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة .
(ب) قطاع فى خصية التى تكون حويصلاتها غير كاملة الانفصال وتفتح جميعا فى فتحة مشتركة فى الوعاء الناقل ، كما فى حشرات رتبة حرشفية الأجنحة (عن Snodgrass,1935)

القناة القاذفة Ejaculatony duct : تقود القناة القاذفة إلى عضو السفاد aedegus،وهى تنشأ من الطبقة الجنينية الخارجية ويبطنها جليد ويوجد فى جزء من جدارها على الأقل نسيج عضلى . أما فى حالة نحل العسل من جنس Apis فإن القناة القاذفة تكون خالية من الألياف العضلية تماما (Snodgrass 1956) .

فى حالة إنتاج الذكور لمستودع منوى فإن القناة القاذفة تظهر بصورة أكثر تعقيداً فى تركيبها.فمثلا فى الجراد من جنس Locusta تتركب القناة القاذفة من قناتين إحداهما علوية والأخرى سفلية وتتصلان ببعضهما بواسطة انقباض أنبوبى قمعى الشكل (شكل ١٣-٣ أ). يظهر التجويف الداخلى للقناة العلوية على هيئة شق عمودى يضمه عرضيا نسيج طلائى عمادى (شكل ١٣-٣ د).وفى الجزء الوسطى القمعى يظهر الجليد على هيئة سلسلة تتكون غالباً من تسعة أضلاع على كل جانب . تنحنى هذه الأضلاع إلى أعلى وللخلف لكى تتقابل مع الخط الوسطى

الظهرى ، وتبرز بحيث تبدو هذه الأضلاع وكأنها قد قسمت التجويف الداخلى تقريبا (شكل ١٣-٣ جـ) . أما تجويف الجزء السفلى من القناة فإنه يبدو دائريًا ويؤدى إلى كيس القناة القاذفة ejaculatory sac وكيس المستودع المنوى Spermatophore Sac (شكل ١٣-٣ أ،ب) وتنتشر الألياف بجدار الجزء العلوى من القناة القاذفة بينما تكون غائبة فى المناطق الأخرى . (Gregory 1965) .

تبدو القناة القاذفة فى الحشرات التابعة لجنس *Oncopeltus* (رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة) أيضاً بصورة معقدة فى التركيب حيث تكون مسئولة عن انتصاب القضيب (Bonhag and Wick, 1953) . أما فى الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو فإن القناة القاذفة تكون غائبة كليا حيث يتصل كل وعاء ناقل بفتحة تناسلية مستقلة . أما فى الحشرات التابعة لرتبة جلدية الأجنحة فلديها زوج من القنوات القاذفة ولو أن إحداهما قد تكون أثرية فى بعض الأجناس ، فمثلا فى الحشرات التابعة لجنس Forficula تظهر القناة القاذفة اليمنى كاملة التكوين فى حين تكون القناة اليسرى أثرية (Popham, 1965) .



(شكل ١٣-٣) عضو التلقيح الذكرى والقناة القاذفة فى جنس **Locusta**
(أ) منظر جانبى بعد إزالة العضلات .
(ب) قطاع عرضى فى الجزء السفلى للقناة القاذفة .
(جـ) قطاع عرضى فى القمع .
(د) قطاع عرضى فى الجزء العلوى للقناة القاذفة **phallotreme** . (عن **Gregory 1965**)

الغدد المساعدة التناسلية (الإضافية) accessory glands : تفتح الغدد المساعدة التناسلية فى الذكر إما فى الأوعية الناقلة أو فى الطرف البعيد للقناة القاذفة . قد تنشأ هذه الغدد من الطبقة الجنينية الخارجية ويطلق عليها حينئذ ectadenia وتتصل بالقناة القاذفة ، ويوجد ذلك فى الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة.وفى بعض المجاميع الحشرية الأخرى.وقد تنشأ الغدد من الطبقة الجنينية الوسطى ويُطلق عليها mesadenia كالتى توجد فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة وفى بعض الحالات كما فى جنس *Tenebrio* (رتبة غمدية الأجنحة).يوجد نوعا الغدد معاً (شكل ١٣-١ ب) .

وتختلف أعداد الغدد المساعدة التناسلية باختلاف أنواع الحشرات ، ففى الحشرات العديمة الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تغيب الغدد المساعدة،أما فى الجراد من جنس *Locusta* فيوجد ١٥ زوجاً من هذه الغدد هذا بخلاف الحويصلات المنوية القريبة الارتباط بها (شكل ١٣-١ أ)،وفى الصرصور من جنس Periplaneta يوجد عدد كبير جداً من الغدد المساعدة .

تختلط إفرازات الغدد المساعدة التناسلية مع الحيوانات المنوية فى السائل المنوى أو قد تختص بتكوين المستودعات المنوية .

١٣-٢ مراحل تكوين الحيوانات المنوية Spermatogenesis

يوجد فى الطرف القمى لكل أنبوبة خصوية المنطقة المنشأ أو الجرثومية germariuum حيث تنقسم الخلايا الجرثومية بهذه المنطقة إلى أمهات منى Spermatogonia (شكل ١٣ — ٤) . فى رتبة الصراصير وفرس النبى ورتب ومستقيمة الأجنحة ونصفية الأجنحة المتجانسة وحرشفية الأجنحة تحصل أمهات المنى على العناصر الغذائية اللازمة لها من خلية كبيرة بالمنطقة الجرثومية تُسمَى الخلية القمية Apical Cell التى تتصل أمهات المنى بها بواسطة إتصالات سيتوبلازمية . أما فى رتبتى حشرات ثنائية الأجنحة ونصفية الأجنحة غير المتجانسة فإن العناصر الغذائية تتوفر لأمهات المنى من مدمج خلوى عديد الأنوية وقد شوهد فى رتبة ثنائية الأجنحة انتقال الأجسام السبحية (الميتوكندريا) من هذا المندمج إلى أمهات المنى (Carson, 1945) .

تفتقد هذه الاتصالات القمية بعد فترة وترتبط أمهات المنى بخلايا أخرى تحيط بها على هيئة حويصلة خلوية Cyst ، وقد توجد واحدة أو أكثر من أمهات المنى بداخل الحويصلة الخلوية ، وقد تكون الخلايا المكونة لهذه الحويصلة أصلاً عبارة عن أمهات منى لم تحصل على العناصر اللازمة لنموها ، وبالتالى فشلت فى تطورها الطبيعى . وقد تتوفر كمواد غذائية للخلايا المنوية النامية . فى الحشرات جنس *Papielia* (رتبة غمدية الأجنحة) قد ينغمد مقدم خلايا أمهات المنى أثناء إحدى مراحل نموها فى جدار الحويصلة الخلوية حيث قد يسهل ذلك إنتقال المواد الغذائية إليها (S. Anderson, 1950).وفى الحشرات التابعة لنصفية الأجنحة الغير المتجانسة تنتشر ضمن الحويصلة خلايا مغذية كبيرة وذات أنوية منتظمة الشكل .

وإنتاج أعداد كبيرة من أمهات المنى يؤدى إلى إندفاع الخلايا المتكونة سابقاً فى اتجاه قاعدة الأنبوبة الخصوية وبالتالى يمكن الحصول على تتابع من خلايا تناسلية فى مراحل نمو مختلفة بداخل كل أنبوبة خصوية ، أحدثها تكويناً توجد فى الطرف البعيد بالمنطقة الجرثومية وأكبرها عمراً توجد عند قاعدة الأنبوبة فى إتجاه الوعاء الناقل .

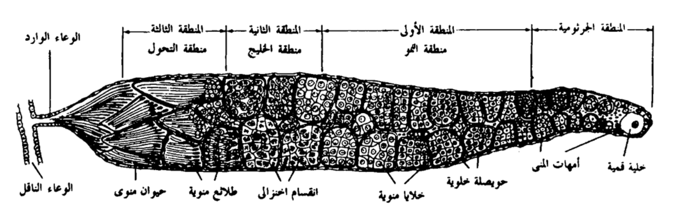
ويمكن تمييز ثلاث مناطق للنمو أسفل المنطقة الجرثومية (شكل ١٣-٤) وهى :-

١ - منطقة النمو Zone of growth وتزداد بتلك المنطقة أمهات المنى فى الحجم وهى محصورة داخل حويصلة خلوية وتنقسم عدة انقسامات غير مباشرة مكونة خلايا منوية *Spermatocytes* .

٢ - منطقة النضج والاختزال . Zone of maturation and reduction وهى المنطقة التى تنقسم فيها كل خلية منوية انقسامًا اختزاليًا ، وتتكون طلائع المنى Spermatids .

٣ - منطقة التحول Zone of transformation . وفيها تتحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية ذات ذنب Spermatozoa ويُطلق على عملية التحول Spermiogenesis .

وحيث إن خلايا الحويصلة الواحدة تشتق جميعاً من خلية واحدة من خلايا أمهات المنى فيلاحظ أن مراحل نموها جميعها متزامن ويعتمد عدد الحيوانات المنوية بكل حويصلة خلوية على عدد الانقسامات التى تحدث فى الخلايا المنوية مع ملاحظة أن هذا العدد ثابت فى الجنس الواحد . فيوجد ما بين ٥ - ٨ انقسامات للخلايا المنوية فى الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae وسبعة انقسامات فى الحشرات التابعة لجنس *melanoplus* وذلك قبل حدوث الإنقسام الإختزالى وفى النهاية يوجد بكل حويصلة حوالى ٥١٢ حيواناً منوياً . يتكون عادة أربعة حيوانات منوية من كل خلية منوية .



(شكل ١٣-٤) شكل توضيحى لحويصلة خصوية مبيناً مراحل تكوين الحيوانات المنوية . (عن Wigglesworth 1965)

ويختلف الوقت اللازم للإنتهاء من تكوين الحيوانات المنوية باختلاف الحشرات ففى حشرات جنس *melanoplus* تستغرق هذه العملية حوالى ٢٨ يوما ، منها ٨ - ٩ أيام لانقسام الخلايا المنوية أما مرحلة تحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية فتتم فى ١٠ أيام . (muckenthaler, 1964) . وفى معظم الحشرات يتم الانقسام الإختزالى قبل الانسلاخ الأخير أما فى الحشرات التى لا تتغذى فى الطور الكامل فتتم تكوين الحيوانات المنوية قبل خروج الحشرات الكاملة .

الحزم المنوية Sperm bundles : فى كثير من الحشرات تتجمع الحيوانات المنوية فى حزم ويحدث ذلك على الأقل أثناء فترة من مراحل تكوينها أوقد يستمر وجود هذه الحزم ، حتى أنها تنقل إلى الأنثى على هذا الشكل . وعادة توجد الحيوانات المنوية فى جنس *Thermobia* فى أزواج ، حيث تلتف حول بعضها ، ولو أن لكل منها غشاء خلوى خاص بها إلا أنه تظهر مادة معتمة بينهما ، وبالإضافة إلى ذلك قد يوجد غلاف خارجى يضم الحيوانين المنويين معا . كذلك قد توجد الحيوانات المنوية فى ذكور غمدية الأجنحة فى أزواج .

يوجد فى رتبتى مستقيمة الأجنحة والرعاشات نوع آخر من الحزم المنوية يُطلق عليها الشرائط المنوية *Spermatodesm* . وتتماسك الحيوانات المنوية للحزمة الواحدة بواسطة غشاء هلامى ، حيث تنغر فيه منطقة رأس الحيوان المنوى . تنفصل الحيوانات عادة عند وصول الشرائط المنوية إلى الوعاء الناقل ، ولكن فى الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae يستمر وجود الشرائط المنوية لحين انتقالها داخل جسم الأنثى .

١٣-٢-١ عملية تحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية

تتكون طلائع المنى بعد الانقسام الاختزالى مباشرة وتظهر هذه كخلية مستديرة بها المكونات الخلوية المعروفة ، ويلى ذلك حدوث تعديلات بها ينتج عنه تحويلها إلى حيوان منوى وتُسمى هذه العملية تكوين الحيوانات المنوية *Spermiogenesis* ، وتشمل إعادة تنظيم المكونات الخلية .

١٣-٣ إنتقال الحيوانات المنوية إلى الحويصلة المنوية

Transfer of sperms to the seminal vesicle

فى بعض الحشرات التابعة لرتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة ، وتلك التى تتبع جنس Chortophaga (رتبة مستقيمة الأجنحة) وفى كثير من الحشرات الأخرى ، تتجول الحيوانات المنوية بداخل الحويصلات الحضوية قبل أن تغادر الخصية ، فتهاجر فى اتجاه حلزونى إلى منطقة الخلايا المنوية الثانوية ، ثم تعود مرة أخرى ، وتنتقل إلى الوعاء الناقل .

ويختلف مصير الحويصلة الخلوية ، فمثلا فى جنس *Prionplus* تتحلل الحويصلة الخلوية بداخل الخصية(Edward, 1961)ولوحظ فى جنس *Popillia* تسرب الحيوانات المنوية من الحويصلة الخلويه أثناء خروجها من الخصيةولو أن هذه الحويصلة تظل مرافقة للحيوانات فى السائل المنوى وتنتقل إلى الجراب التناسلى للأنثى حيث تتحلل به نهائيا . ويعتقد أنه أثناء ذلك ينطلق منها الجليكوجين الذى يستفاد منه فى الإبقاء على حيوية الحيوانات المنوية ، (J. Anderson, 1950)

تكون الحيوانات المنوية عديمة النشاط أثناء وجودها بالوعاء الناقل ، وتنتقل منه نتيجة حدوث انقباضات عضلية دودية بجدار الوعاء الناقل (Payne, 1933, 1934) .

الفصل الرابع عشر
وضع البيض والبيضة
OVIPOSITION AND THE EGG

فى بعض الحشرات لايوجد بالأنثى عضو خاص مرتبط بوضع البيض ، ولكن فى حشرات أخرى يتحور الجزء الخلفى من الجسم وبعض الزوائد البطنية لتكوين آلة وضع البيض ovipositor عن طريقها تتمكن الأنثى من إدخال بيضها فى أماكن معينة إما بداخل النسيج النباتى أو الحيوانى ، بدلاً من وضع بيضها على أحد الأسطح بالبيئة . قد يوضع البيض فى صورة منفردة أو فى مجاميع ، وفى بعض الأجناس يوضع البيض فى تركيب مخصص لحمايته يسمى بكيس البيض (ootheca) وهذا الكيس يتكون من إفرازات الغدد التناسلية المساعدة فى الأنثى . ومكان وضع البيض المختار بواسطة الأنثى يكون عادة مميزا للنوع الواحد . وهذا الاختيار هام ، حيث إن بقاء البيض حى وتوفير الغذاء لليرقات عند فقسها متوقف على هذا الاختيار . ويرتبط انتقاء المكان بجذب عام لمنطقة معينة ، ثم استجابة خاصة للرقعه التى يتم وضع البيض بها .

وبيض الحشرات عادة كبير الحجم ، نظرا لاحتوائه على نسبة كبيرة من المح . وقشرة البيضة معقدة التركيب وقد تحتوى على تجاويف على اتصال بالهواء الجوى وذلك عن طريق عدد من الثقوب الصغيرة ، أو فى بعض الحالات يتم الاتصال بالهواء الجوى عبر شبكة مفتوحة . وهذا النظام يسهل تبادل الغازات حول السطح الكلى للبيضة ، وفى بعض الأحيان عندما يكون بيض الحشرات الأرضية معرضاً للغمر بالماء قد يقوم بوظيفة درع بطىء . ويقل فقد الماء من البيضة نتيجة لوجود طبقة شمعية بداخل قشرة البيضة .وأحيانا تتكون طبقة شمعية أخرى فى الجليد الجنينى embryonic cuticle

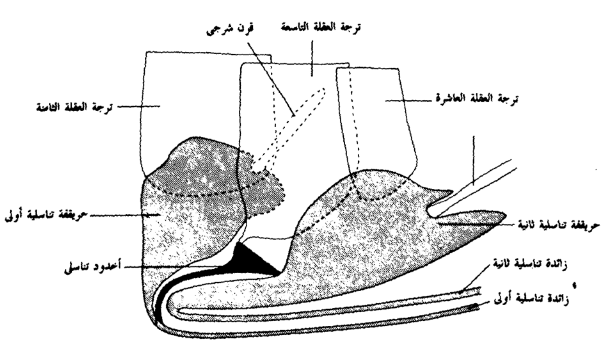
ويستطع كثير من بيض الحشرات امتصاص ماء أثناء نمو الجنين به ، وبالتالى يزداد البيض جدا فى الحجم كذلك يوجد بقشرة البيض ثقب واحد صغير أو أكثر من ثقب مارًا إلى داخلها يدخل عن طريقه الحيوان المنوى إلى داخل البيضة .

١٤-١ الأعضاء التناسلية الخارجية فى الأنثى Female genitalia

توجد الفتحة التناسلية فى إناث الحشرات عادة على أو خلف الحلقة البطنية الثامنة أو التاسعة ، ويشذ عن ذلك حشرات رتبتى Ephemeroptera و Dermaptera حيث توجد الفتحة التناسلية خلف الحلقة السابعة . وفى

كثير من الرتب لايوجد جهاز متخصص لوضع البيض ، ولو أن بعض الحلقات البطنية النهائية تكون طويلة وتلسكوبية ، حيث تكون آلة لوضع البيض . ومثل هذا التركيب يوجد فى رتب حرشفية وغمدية وثنائية الأجنحة . وفى الذباب Musca يكون الجزء التليسكوبى من الحلقة السادسة إلى الحلقة التاسعة . وعند عدم الاستعمال تنضم هذه الحلقات تلسكوبيا بداخل الحلقة الخامسة .

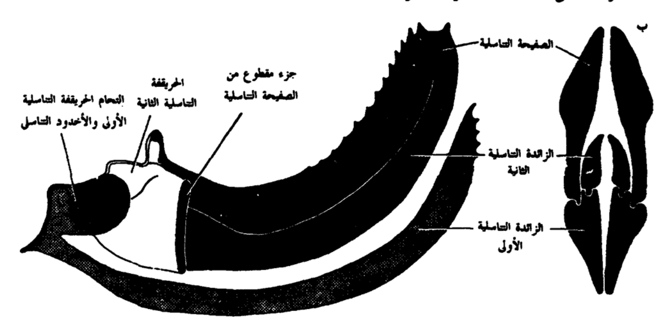
يعتقد (Scudder 1961) أن آلة وضع البيض فى جنس Lepisma ذات تركيب يمكن إعتباره كقاعده نموذجية لآلة وضع البيض والذى منه يشتق آلات وضع البيض فى الحشرات الأخرى . يوجد بقاعدة آلة وضع البيض وعلى كلا جانبيها حريقفة الحلقات الثامنة والتاسعة . وتعرف هذه بالحريقفات التناسلية الأولى والثانية First and Second gonocoxae . وقد أسماها (١٩٣٥) Snodgrass بالصفائح حاملة المصاريع First and Second valvrifers (شكل ١٤ -١) ويتمفصل مع كل حريقفه زائدة رفيعة التى تنحنى لأعلى ، والتى تسمى بالزوائد التناسلية الأولى والثانية First and Second gonopophyses والتى أطلق عليها (١٩٣٥) Snadgross بالمصاريع volvulae هذه الزوائد تكون مجرى لآله وضع البيض Shaft . فى جنس Lepisma يلتحم على كل من الجانبين الزوج الثانى من الزوائد التناسلية بحيث أن المجرى Shaft تكون مركبة من ثلاثة عناصر تتوافق معا لتكوين أنبوبة يمر فيها البيض . أخيرا توجد بقاعدة آلة وضع البيض صلبية صغيرة تسمى بالأخدود التناسلى *gonangulum* التى تتصل بقاعدة الزوج الأول من الزوائد التناسلية وتتمفصل مع الزوج الثانى للحريقفات التناسلية وترجه الحلقة التاسعة غالبا يمثل الأخدود التناسلى جزءاً من الحريقفة التاسعة .



(شكل ١٤-١) منظر داخلي للحلق التناسلية فى جنس **Lepisma** لتوضيح الشكل ثم تعديل ووضع بعض الصلبيات القاعدية لآلة وضع البيض . القرون الشرجية تحمل على حلق أخرى ولا تعتبر من ضمن أجزاء آلة وضع البيض .
(عن **Scuddes, 1961**) .

وفى بعض حشرات *Thysanura* ومجموعة الحشرات المجنحة توجد زائدة أخرى على الزوج الثانى للحريقفات التناسلية تسمى بالصفيحة التناسلية *gonoplac* (واطلق عليها Snodgrass 1935, المصراع الثالث) قد تكون أولا تكون كصلبية منفصلة ، أو تكون على هيئة غمد حول الزوائد التناسلية . الصفيحة التناسلية تكون واضحة التركيب فى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة ، حيث تضم الصفائح الظهرية لآلة وضع البيض مع الزوج الثانى للزوائد التناسلية مغلفة بداخل المجرى كما فى النطاطات (شكل ١٤ - ٢) ، أو تكون مختصرة كما فى صراصير الغيط . فى جميع حشرات مستقيمة الأجنحة يلتحم الأخدود التناسلى مع الحريقفات التناسلية الأولى .

يتطور تركيب آلة وضع البيض لملائمة عادات وضع البيض ، فإذا كانت الحشرة تضع بيضها فى النسيج الحيوانى أو النباتى ، فإن صمام ونصل آلة وضع البيض والجزء الأمامى من الأخدود التناسلى يكون شديد الصلابة أما الأجناس التى تضع بيضها على أسطح الأوراق ، فالزوائد التناسلية بها تكون غشائية ، والطرف الأمامى للأخدود التناسلى أيضا غشائى ، أو قد يكون غائباً (Scudder 1959) .

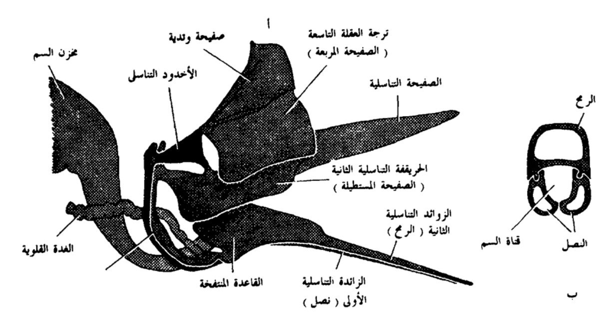


شكل ١٤-٢ : آلة وضع البيض فى Tettigoniids

(أ) منظر جانبى بعد إزالة إحدى الصفائح التناسلية . (ب) قطاع عرضى .

(عن Snodgrass 1935) .

فى النحل من جنس Apis تسمى الزوائد التناسلية الأولى بالنصال loncets ، والزوائد التناسلية الثانية الملتحمة تُسمى الرمح stylet . وهذه تكون مجرى مقلوبة ذات قاعدة منتفخة (شكل ١٤ - ٣) وتعتبر كمخزن لإفرازات غدد السم Poison gland وغدد السم تُسمى أحيانا بالغدد الحمضية acid gland ، وتتركب من زوج من الغدد الأنبوبية يفتحان معاً بواسطة أنبوبة مشتركة فى مخزن السم . وتوجد غدة ثانوية ، وتُسمى الغدة القاعدية alkaline gland تخرج إفرازاتها بقاعدة آلة اللسع . ووظيفة الغدة الثانوية غير محددة بالضبط ، ولكن تكون مرتبطة بتشحيم آلة اللسع .



شكل ١٤-٣ : تركيب آلة وضع البيض فى شغالة نحل العسل من جنس Apis .
(أ) منظر جانبى (ب) قطاع عرضى فى آلة وضع البيض .

١٤-٢ وضع البيض Oviposition

١٤-٢-١ عادات وضع البيض

لاختيار الأنثى مكانا مناسبا لوضع البيض أهمية كبرى ، وذلك لكى تضمن حماية البيض من الظروف البيئية ، وكذلك توفير غذاء مناسب لليرقات التى تكون ضعيفة الحركة فور خروجها من البيضة ، فمثلا تضع حشرات حرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة غير المتجانسة بيضها على الأسطح النباتية الملائمة لغذاء اليرقات ، وكثيراً ماتختار السطح السفلى للورقة ، حتى لايكون البيض معرضاً لدرجات الحرارة والجفاف . ويتم لصق البيض على الأسطح النباتية بواسطة إفرازات من الغدد التناسلية المساعدة . وقد تضع البيض فى صورة فردية ، كما فى Pieris rapae ، أو فى مجاميع ، كما فى Pieris brassicae .

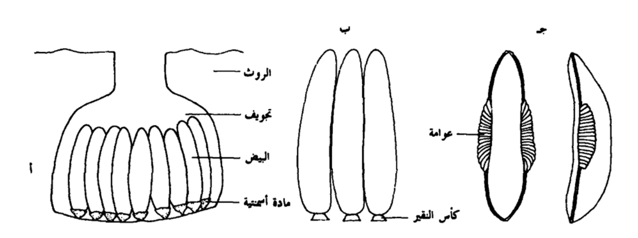
قد يتم وضع البيض فى التربة كما فى Asilidae والنطاطات من رتبة مستقيمة الأجنحة ، وكثير من ذباب رتبة ثنائية الأجنحة يضع البيض بداخل أو على سطح روث أو جيفة الحيوانات .

فى حشرات *Thysanoptera* , *Tettigonids* كثيرا ماتضع الأنثى بيضها فى النسيج النباتى مستخدمة آلة وضع البيض وكثيرا من الحشرات المتطفلة من رتبة ثنائية الأجنحة تضع بيضها على العائل المناسب ، فى حين أن الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة يكون لديها آلة وضع بيض متخصصة لوضع البيض بداخل جسم العائل .

ولأجناس حشرية أخرى عادات مختلفة لوضع البيض فمثلا حشرات *Scoroboeus* (رتبة غمدية الأجنحة) تبنى غرفا تحت التربة وتخزن بها كوم،أو أكثر من الروث وتضع بيضة فى كل كوم ، ويعتبر الروث غذاء للبرقات. وفى جنس Copis (رتبة غمدية الأجنحة) يتم بناء غرفة تحت التربة بواسطة الذكر والأنثى معا . أما فى الحشرات الاجتماعية،فيتم وضع البيض فى خلايا منشأة خصيصا لذلك .

كذلك توجد عادات مختلفة لوضع البيض فى الحشرات ذات اليرقات المائية ، فمثلا فى البعوض من جنس Culex تستقر الأنثى على سطح الماء وتضع رافداً مسطحا يضم من ١٥٠ – ٣٠٠ بيضة يطفو على سطح الماء (شكل ١٤-٤)،ويوضع بيض الرعاشات على سطح الماء إما نتيجة إسقاطة من أعلى،أو بملامسة نهاية البطن لسطح الماء ولكن فى هذه الحالة يسقط البيض تدريجيا إلى القاع،وفى حالات أخرى،كما فى هاموش جنس Chironomus،يتم وضع البيض فى خيط يرسى بالسطح (شكل ١٤-٦) .

وقد تضع حشرات أخرى ذات يرقات مائية بيضها على النباتات العائمة،كما فى بعض حشرات Zygoptera .



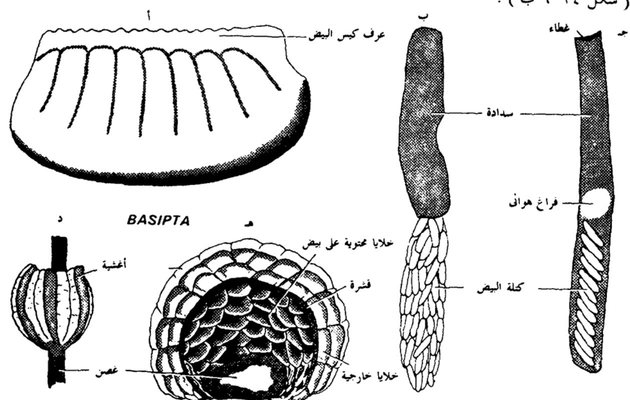
(شكل ١٤-٤) (أ) بيض حشرات جنس **Orthellia** بداخل تجويف فى روث حيوانى . (عن **Hinton, 1960a**)
(ب) بيض بعوض جنس **Culex** مبيناً كأس النقير الكاره للبلل . (جـ) بيض بعوض جنس **Anopheles** ، منظر بطنى وجانبى (عن **Marshall,1938**)

١٤-٢-٢ كيس البيض

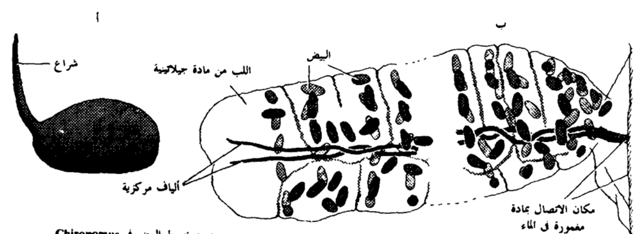
ولو أنه فى معظم الحالات يتم لصق البيض أعلى أو أسفل سطح التربة ، فإن بعض أجناس الحشرات تضع بيضها داخل كيس بيض متكون من إفرازات الغدد التناسلية المساعدة ، فمثلا فى الصرصور من جنس Blatta تضع الأنثى البيض فى صفين بكل صف ٨ بيضات داخل كبسولة تندبغ أثناء تكوينها (شكل ١٤-٥ أ)،وعلى طول الحافة العلوية للكبسولة توجد تجاويف تتصل بالهواء الخارجى عن طريق ثقوب صغيرة،وذلك لتنفس البيض .

وتضع إناث الجراد التابع لفصيلة Acrididae البيض أسفل سطح التربة فى مجاميع على هيئة كتل ملتصقه بإفراز رغوى أما الحفره التى تعلو كتلة البيض فتغطى بطبقة من نفس المادة الرغوية (شكل ١٤-٥ب، جـ) .

أما الحشرات المائية من جنس Hydrophilus فتضع بيضها داخل شرنقة حريرية ذات قلع (شكل ١٤-٦ أ). وهناك حشرات أخرى يضم بيضها خيوط من مادة جيلاتينية، كما فى أنواع الهاموش Chironomus و Trichoptera (شكل ١٤-٦ ب) .



(شكل ١٤-٥)
(أ) كيس البيض فى صراصير جنس Blatta (عن Rogge,1965) (ب) و(جـ) كتل البيض فى الجراد من جنس Nomadacris و Acrida (عن Chopman and Robertson,1958) . (د) كيس البيض فى Bosipta (هـ) قطاع عرضى فى كيس البيض لجنس Bosipta (عن Muir and Sharp, 1904) .



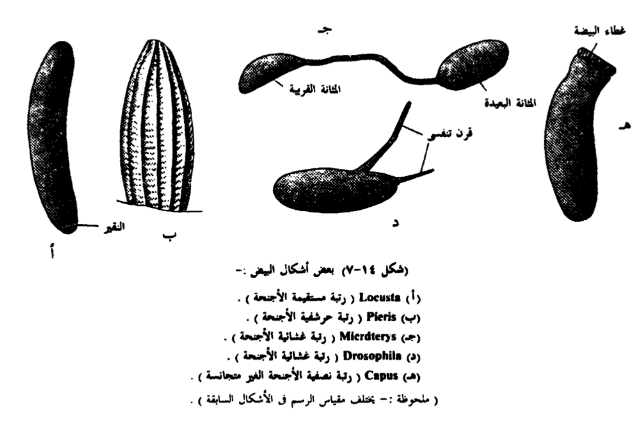
(شكل ١٤-٦) (أ) شرنقة البيض فى حشرات Hydrophilus (عن Miall, 1922) . (ب) خيوط البيض فى Chironomus

١٤-٣ البيضة The egg

١٤-٣-١ التركيب

بيض الحشرات النموذجى يكون كبير الحجم ، حيث إنه يحتوى على نسبة كبيرة من المح ؛ فمثلا بيض *Acridiae* يصل طوله إلى ٨ مم ، وقطره ١ مم ، أما بيض الحشرات الصغيرة ، مثل الذباب **Musca** فلا يزيد طول البيضة عن ١ مم . وبعض الحشرات المتطفلة داخليا من رتبة غشائية الأجنحة التى تنمو يرقاتها على السوائل الداخلية لحشرات أخرى يكون بيضها صغير الحجم ، وبه نسبة قليلة جدا من المح . وعلى سبيل المثال .. فبيض حشرات *Platygasteridae* التى تتطفل على يرقات **Cecidomyid** يبلغ طوله مابين ٠,٠٢ و ٠,١ مم .

ويظهر بيض الحشرات فى أشكال مختلفة كثيراً مايتخذ شكل منطاد كما فى حشرات رتبتى مستقيمة وغشائية الأجنحة (شكل ١٤ - ٧ أ) أو مخروط كما فى (شكل ١٤ - ٧ ب) ، أو مستدير ، كما فى كثير من الفراشات ورتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة . وبيض بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة وفى **Nepidae** قد تمتد قشرته على هيئة قرن (شكل ١٤ - ٧ د) ، فى حين أن كثيراً من بيض الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة تتميز بوجود نتوء يُسمى بالسويقة Pedicle فى أحد أطراف البيضة . أما بيض Encyrtus (رتبة غشائية الأجنحة) فيأخذ شكلاً شاذاً، حيث يتكون من مثانتين متصلتين بأنبوبة صغيرة (شكل ١٤-٧ جـ) ، وأثناء وضعه تنتقل محتويات البيضة من المثانة القريبة إلى المثانة البعيدة ثم تفقد المثانة القريبة . ويعتقد بأن هذا التركيب قد يسهل من دخول البيضة إلى العائل من خلال ثقب صغير نسبيا .



(شكل ١٤-٧) بعض أشكال البيض :-

(أ) **Locusta** (رتبة مستقيمة الأجنحة) .

(ب) **Pieris** (رتبة حرشفية الأجنحة) .

(جـ) **Micrdterys** (رتبة غشائية الأجنحة) .

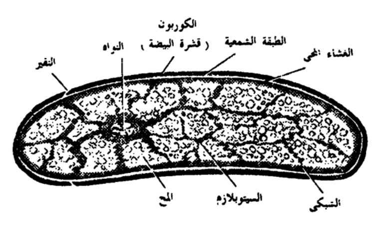
(د) **Drosophila** (رتبة غشائية الأجنحة) .

(هـ) **Capus** (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة) .

(ملحوظة :- يختلف مقياس الرسم فى الأشكال السابقة) .

يُكون السيتوبلازم فى البيضة الحديثة الوضع من طبقة محيطية تُسمَى بالبريبلازم أو السيتوبلازم المحيطى Periplasm وشكبة داخلية غير منتظمة بها المح وتحتل نواة الزيجوت عادة مكان خلفى بالبيضة . وتحاط البويضة بالغشاء المحى vitelline membrane للخارج الكوريون chorion أو قشرة البيضة ، وبها طبقة شمعية من الداخل (شكل ١٤ - ٨) .

وفى مراحل التطور التالية يتم تكوين طبقة الجليد المصلى Serosal Cuticle التى تتركب من طبقة جليد داخلى شيتينى chitinous endocuticle ، وقد يسمى بالجليد الأبيض white cuticle ، ثم طبقة الجليد السطحى epicuticle . ويوجد بها طبقة شمعية ثانية مدمجة بالغشاء المحى من الخارج .



(شكل ١٤-٨) رسم تخطيطى موضح تركيب البيضة .

تركيب الكوريون :- يتم إفراز قشرة البيضة التى تسمى بالكوريون بواسطة الخلايا الحويصلية أثناء وجود البيضة بالمبيض .

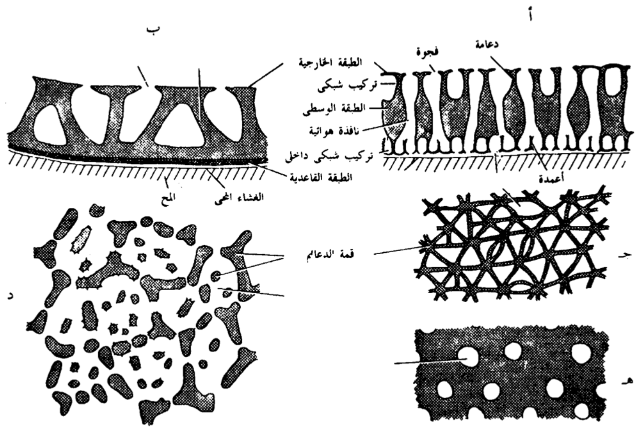
قد يتميز الكوريون إلى طبقتين ، طبقة داخلية أو القشرة الداخلية endochorion وطبقة خارجية أو القشرة الخارجية exochorion ويدخل فى تركيب الطبقة الخارجية البروتين المدبوغ وكوريونين chorionine وهو مشابه فى تركيبه لطبقة الجليد السطحى بجدار جسم الحشرة .

وغالبا ماتنتشر فراغات هوائية ببعض مناطق الكوريون . فمثلا فى حشرة Tetrix (رتبة مستقيمة الأجنحة) تكون الطبقة القاعدة للكوريون على هيئة صفيحة مستمرة تبرز منها دعائم تحجز بينها فراغات هوائية (شكل ١٤ - ٩ أ) وقد تلتحم أطرافها الخارجية ، وبالتالى تظهر الطبقة الخارجية للكوريون كأنها صحيفة مثقبة (شكل ١٤ - ٩ ب) .

فى حشرات أخرى يكون التركيب أكثر تعقيدا ، فمثلا فى ذباب Musca تنتشر الفراغات الهوائية بغزارة على هيئة شبكة فى الطبقة الخارجية والداخلية للكوريون (شكل ١٤ - ٩ أ ، د) وهذه تتصل ببعضها عن طريق أنابيب دقيقة تُسمَى المنافذ الهوائية aeropyles .

ويمتاز السطح الخارجي للكوريون بأنه كاره للماء كما فى بيض Musca و Calliphora ، أما فى بيض Tetrix و Erioischia (رتبة ثنائية الأجنحة) ، فيبتل السطح بسهولة .

وقد يكون لبيض بعض الأجناس غطاء aperculum ويتصل بجسم البيضة عبر خط ضعيف لتسهيل عملية الفقس (شكل ١٤ - ٧ هـ) مثل هذا الغطاء يوجد فى Cimicomorpha وفى Rhodnius ، ويختلف تركيب غطاء البيضة عن باقى قشرة البيض ولو أنه يتركب من نفس العناصر ، ولكن به تكون طبقة الجليد الداخلى أقل سمكا ، ولو أن الطبقة المحيطة amber layer تكون أكثر سمكا . وتظهر النقر الحويصلية على هيئة شقوق ، ولكنها لاتمتد إلى طبقة الجليد الداخلى . ويتصل الغطاء بباق القشرة عن طريق عمود مغلف Seal bar يتكون من طبقة دقيقة جداً من الجليد الداخلى وطبقة محيطه ambercoicr سميكة . ويوجد خط ضعيف التركيب بمكان اتصال العمود المغلف بالغطاء (Beamont, 1946a, 1947) .



(شكل ١٤-٩) تركيب الكوريون فى بيض Musca و Telrix .

(أ) قطاع عرضى فى بيضة Tetrix .

(ب) منظر سطحى فى بيضة Tetrix .

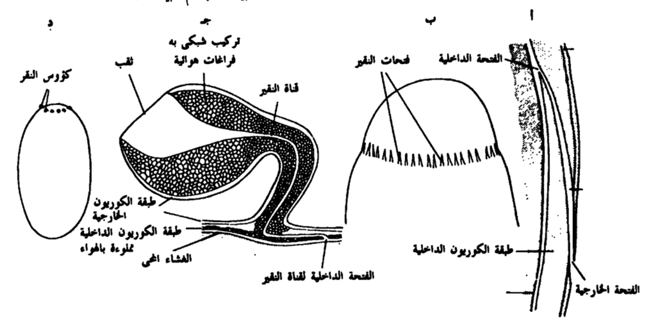
(جـ) قطاع عرضى فى بيضة Musca .

(د) منظر سطحى فى بيضة Musca .

(هـ) قطاع أفقى فى المنطقة الوسطى .

(عن Harth,1962 I Hinton,1960a)

النقير Micropyle : بما أن الكوريون يتم ترسيبه أثناء وجود البيضة بالمبيض فلابد من إيجاد وسيلة تسمح بدخول الحيوان المنوى وهذه الوسيلة يحققها وجود النقير . الذى هو عبارة عن قنوات قمعية الشكل تمر بطبقات الكوريون . ومعظم بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة لديها نقير واحد فى وضع قمى . أما فى بيضة Acrididae فيوجد من ٣٠ - ٤٠ نقير مرتبة فى صورة حلقة حول الطرف السفلى للبيضة (شكل ١٤ - ١٠ جـ ، د) . أما فى معظم بيض Cimicomorpha ، فيوجد النقير فى مكان اتصال غطاء البيضة بجسم البيضة .



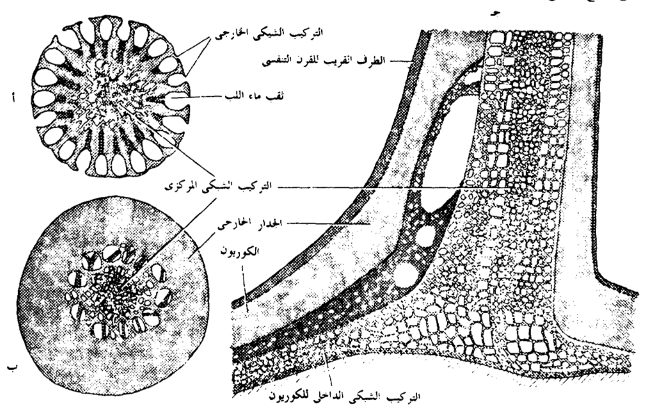
(شكل ١٤-١٠) (أ) و(ب) بيض جنس Oncopeltus بيضة كاملة وقطاع طولى فى زائدة النقير . (عن Southwood, 1956) .
(جـ) و(د) بيض جنس Locusta الطرف الخلفى من البيضة وقطاع طولى مار فى الكوريون بطول قناة النقير . (عن Roonwal,1954) .

١٤-٣-٢ التنفس فى البيضة

فى معظم الحشرات يتم بعض تبادل الغازات من خلال الكوريون ، ولكن معدل انتشار الأكسيجين خلال هذه الطبقة غير كاف لتوفير متطلبات الجنين النامى ، وبالتالى تمتلىء الطبقة الداخلية للكوريون فى معظم بيض الحشرات بسلسلة من الفجوات المملوءة بالهواء الخارجى عبر عدد من المنافذ الهوائية aeropyles . هذه المنافذ الهوائية قد تنتشر بصورة عامة كما فى بيض musca أو تكون محصوره فى مساحة معينة ، كما فى Calliphora ، حيث تنتشر فقط بين خطوط الفقس .

فى Rhodnius تنحصر هذه الفجوات أسفل غطاء البيضة مباشرة . وفى حالات أخرى تمتد التجاويف بطبقة الكوريون الداخلية ، وتصل إلى السطح الخارجى لتسهيل تبادل الغازات . أى توجد ثقوب صغيرة على سطح بيضة Carausius ، وبه تكون شبكة الكوريون الداخلى مكشوفة . القرون التنفسية respiratory horns لبعض حشرات

ثنائية الأجنحة و Nepidae تقوم بنفس الغرض من توصيل طبقة الهواء الداخلية بالهواء الجوى الخارجى وفى نفس الوقت تحدد المساحة التى عن طريقها قد يحدث فقد للماء (شكل ١٤ - ١) . أما فى بيض Leptohylemyia (رتبة ثنائية الأجنحة) ، فطبقة الكوريون الوسطى عبارة عن شبكة دقيقة تسمح بمرور الهواء لطبقة الكوريون الداخلية على جميع أسطح البيضة .



(شكل ١٤ - ١١) تركيب القرن التنفسى فى Nepa

(أ) قطاع عرضى فى الطرف البعيد . (ب) قطاع عرضى فى الطرف البعيد . (جـ) قطاع طولى فى قاعدة القرن التنفسى موضحاً مكان اتصاله بالكوريون (عن Hinton, 1961b)

وتوجد وسائل خاصة لتنفس البيض بداخل كيس البيض الذى تضعه الصراصير ، ففى Blattella توجد فجوات أعلى كل بيضة بالحافة العلوية لكيس البيض وهذه الفجوات تتصل بالهواء الخارجى عن طريق قنوات دقيقة تصل بنقطة معينة بقمة كل بيضة ويتميز الكوريون بالتركيب الشبكى المفتوح ، وبالتالى تكون لكل بيضة وسيلة الاتصال بالهواء الخارجى (Wigglesworth and Beament, 1950) .

يتم وضع بيض بعض الحشرات الأرضية بالتربة ، ويكون معرضاً للغمر بالماء . ويستطيع بعض البيض مقاومة ذلك نتيجة أن الكوريون به يمتاز بأنه مقاوم للبلل ، حيث يحتفظ بغلاف من الهواء حول البيضة ، وعن طريقه يتم

انتشار الغاز من الماء المحيط به ؛ أى أن الكوريون يعمل كدرع واق أو بلاسترون Plastron . وتعتمد درجة الوقاية على المساحة المتوفرة لتبادل الغازات ، أى على مدى السطح البينى للماء / هواء . وفى بيض حشرات حرشفية الأجنحة ومعظم بيض رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة،وكذلك Rhodnius يكون السطح البينى للماء / هواء صغير غير ذى شأن . ويستطيع البيض أن يقاوم تأثير الغمر بالماء لكونه ذا مقدرة كبيرة على تحمل انخفاض معدل العمليات الحيوية به .

١٤-٣-٣ تنظيم المحتوى المائى

فقد الماء : ليس للكوريون فى معظم الحشرات القدرة على الصمود ضد الماء ، وبعد وضع البيض يمنع فقد الماء منه نتيجة وجود طبقة شمعية بداخل الكوريون وهى التى يتم إفرازها بواسطة البويضة أثناء التبويض . فى Rhodnius تستمر هذه الطبقة فوق النقير وتسند بواسطة الغشاء المحى . وللشمع اختصاصه كطبقة منفردة ، وترتفع درجة الحرارة الحرجة به عن الدرجة التى تتفكك فيها هذه الطبقة المنفردة فتؤدى إلى حدة فقد الماء (Beamont, 1946b) . والدرجة الحرجة لبيض Rhodnius تصل إلى ٤٢,٥° م ولبيض Lucilia (رتبة ثنائية الأجنحة) و Locustana (رتبة مستقيمة الأجنحة) تصل إلى ٣٨° م و٥٥ - ٥٨° م على التوالى . وأقل من هذه الدرجة فإن فقد من بيض Rhodnius جدير بالإهمال حتى فى الجو الجاف . أما جميع بيض الحشرات عموما ليست له خاصية الصمود ضد الماء ، فمثلا بيض Musca ينمو فقط فى الأماكن ذات الرطوبة المرتفعة جداً ، بدليل أن فى ظروف ٨٠٪ رطوبة نسبية ، فإن ١٥٪ فقط من البيض يبقى حياً ويستمر فى الفقس .

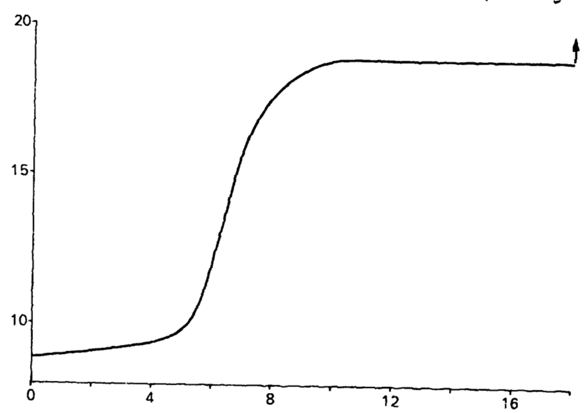
قد تفرز طبقة شمع ثانوية بالجليد المصلى فى بيض بعض الحشرات ، كما فى Rhodnius،والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة .

ويعتقد أحياناً أن الكوريون نفسه يوفر بعض المقاومة للتجفيف . فمثلا فى Aedes تكون طبقة الكوريون الداخلية التى تقاوم التجفيف أسمك وأدكن عن مثيلتها غير المقاومة فى بيض Culex . وفى بعض النطاطات الاستوائية مثل Tropidiopsis التى تقاوم وتبقى حية فى موسم الجفاف وهى فى طور البيضة وجد أن طبقة الكوريون بها سميكة ومتينة . كذلك يكون الكوريون سميكا ويقل عدد القرون التنفسية فى بيض أجناس Reteropteron التى يتم وضعها فى الأماكن المعرضة للجفاف (Southwood 1956) .

تحت الظروف الطبيعية يكون فقد الماء عادة محصور فى البيئة الدقيقة التى تختارها الأنثى كمكان لوضع بيضها ، وبالتالى .. فكثير من البيض يتم وضعه فى الشقوق بالتربة أو لحاء الشجر حيث يقل النتح ، أو بداخل الأنسجة النباتية أو الحيوانية أو كنتيجة للبيئة الرطبة بها ينعدم فقد الماء ، أو يفقد بنسب قليلة ، كذلك قد توفر الحشرة أحياناً بيئة دقيقة عن طريق وضعه داخل كيس بيض ، كما فى الصراصير ، وفرس النبى وفى هذه الحالة ، وبالرغم من غياب طبقة الشمع الصامدة للماء يتحدد النتح بتحديد حركة الهواء حول البيض .

امتصاص الماء : فى Rhodnius وفى كثير من حشرات رتبة نصفية الأجنحة وحرشفية الأجنحة ، والتى غالبا ماتضع بيضها فى الأماكن المفتوحة الجافة ينمو البيض بدون امتصاص ماء ، ولكن بيض العديد من أجناس الحشرات يمتص الماء من البيئة فى مراحل نموه ، كما يحدث فى بيض الحشرات الأرضية والمائية ، مثال : Phyllopertha

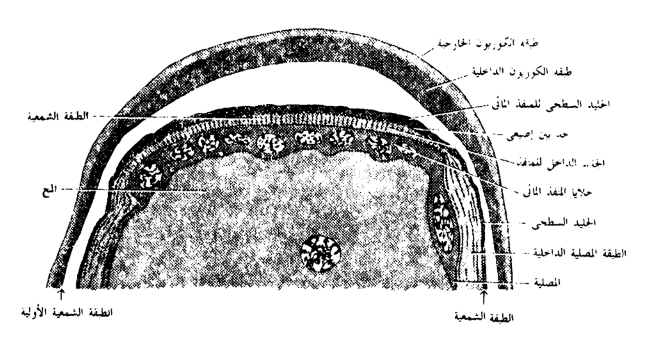
و Ocypus Dytiscus (رتبة غمدية الأجنحة)و Notostira و Nepa (رتبة نصفية الأجنحة) و Culex (رتبة ثنائية الأجنحة) والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة ، وينتج عن ذلك زيادة كبيرة فى حجم ووزن البيضة (شكل ١٤ - ٢) .



(شكل ١٤-١٢) رسم بيانى موضحا التغير فى وزن بيض الجراد من جنس Schistocerca وذلك عن امتصاصه الماء أثناء مراحل نموه .
(عن Hunter-Jones, 1964)

وفى بعض الأجناس كما فى Notostria و Gyryllus (رتبة مستقيمة الأجنحة) يتم امتصاص الماء على سطح البيضة كله ، ولكنه على الأقل فى Acrididae يوجد تركيب خاص يُسمى بالمنفذ المائى hydropyle يكون مسئولا عن امتصاص الماء ، وهذا يتركب من منطقة سميكة من طبقة الجليد السطحى المصلى تعلو طبقة الجليد الداخلى التى تكون دقيقة بتلك المنطقة (شكل ١٤ - ١٣) ، كما تزداد درجة التلامس بين الطبقتين نتيجة زيادة الزوائد الإصبعية بينهما .

ويعتقد Slifer and Sekhon (1963) أن امتصاص الماء يرجع إلى الخاصية الإسموزية فى Phyllopertha و Notostira . وشوهد نوع من المنافذ الهوائية فى بيض Nepa ، ولكن لايوجد مثل هذا التركيب فى بيض Deraeocoris (رتبة نصفية الأجنحة) ، وفى هذه الحالة يتم امتصاص الماء من الطرف الخلفى للبيضة ينغمد فى النسيج النباتى أو من الطرف الأمامى الناتىء (Hortley, 1965) .



(شكل ١٤-١٣) قطاع فى الطرف الخلفى لبيض Locusta موضحاً المنفذ المائى .
(عن Roonwal, 1954)

عادة يتم امتصاص الماء فى مرحلة نمو محددة ، فبعد وضع البيض مباشرة لايحدث امتصاص للماء ، تليها فترة امتصاص سريعة ، ثم فترة أخرى لايحدث فيها زيادة فى المحتوى المائى (شكل ١٤ - ١٢) . وعلى الأقل فى صراصير الغيط ، فيستمر نفاذية الكوريون والطبقة المصلية . ويحدث تبادل منتظم للماء بين البيئة الداخلية والخارجية (Browning and Forest, 1960) .

هناك حدود لكمية الماء التى تُأخذ ، والدرجة التى يُسمح بها امتداد الكوريون والمصلية . ويعتقد أنه فى فترات زيادة المحتوى المائى تطرأ تغيرات بالكوريون تجعله أكثر قابلية للمد (Browning, 1967) .

الفصل الخامس عشر

علم الجنين
EMBRYOLOGY

يتم إخصاب البيضة أثناء مرورها فى قناة المبيض فى طريقها إلى خارج الجسم . وبدخول الحيوان المنوى يستهل نضج البويضة وتبدأ مراحل النمو اللاحقة . وتنقسم نواة الزيجوت zygote nucleus إلى أنوية بنوية daughter nuclei تهاجر إلى المحيط الخارجى للبيضة لتكوين طبقة من الخلايا حول المح . ويزداد جزء من هذه الطبقة فى السمك ليكون الشريط الذى منه ينشأ الجنين ثم الطور الكرى gastrola التى ينتج منها طبقة خلايا داخل الشريط . وتتفاوت تفاصيل خطوات تكوين الطور الكرى ، وهى عملية غير قابلة للمقارنة فى حيوانات أخرى . يتم فصل الجنين من سطح البيضة بواسطة أغشية غير جنينية تتحلل وتختفى عند تحرك الجنين داخل المح . وتؤدى هذه الحركات إلى وضع الجنين فى الوضع النهائى فى المح ويغلف بداخل غلاف الجسم .

ويكون الإكتودرم أو الطبقة الجنينية الخارجية ectoderm غلاف الجسم ، وينغمد لتكوين الجهاز القصبى والمعى الأمامى والمعى الخلفى ، كذلك ينشأ الجهاز العصبى وأعضاء الحس من الطبقة الجنينية الخارجية . الميزودرم أو الطبقة الجنينية الوسطى mesoderm قد تكون فى البداية أكياس سيلومية Coelomic sacs ، ولكن هذه تتفكك لتكون العضلات والجهاز الدورى والتناسلى . الخلايا الجرثومية التى تنشأ منها فيما بعد الخلايا الجنسية يتم تميزها فى مرحلة مبكرة من النمو الجنينى ، وأحيانا يتم بعد عدد قليل من الانقسامات النووية . ويتم تكوين المعى الأوسط بنمو مركزين : أحدهما أمامى ، والآخر خلفى .

ويتحكم فى مراحل النمو الأولى بالبيضة عدة مراكز تمارس تأثيرها على الجنين وفى مرحلة تالية تظهر مراكز التعقيل ولبعض الأعضاء تأثير مخلق لنمو غيرها . وفى المراحل الأخيرة قد يوجد تحكم هرمونى إجمالى .

١٥-١ الإخصاب Fertilization

تنشط الحيوانات المنوية بداخل القابلة المنوية ، وتتحلل الأشرطة المنوية Spermatodesms التى كانت إلى ذلك الحين تجمعهم . وتستطيع الحيوانات المنوية أن تبقى حية بداخل القابلة المنوية لعدة أشهر أو عدة سنين ، كما فى حالة ملكات النحل ، وبالتالى تحتاج خلال هذه الفترات إلى بعض العناصر المغذية ، وقد يحصل على هذه العناصر من السائل المنوى الذكرى أو من تحلل الخلايا المكونة الخصوية (انظر الباب الثالث عشر) ، ولكن غالباً فى معظم الحالات يتحصل على عناصر غذائية إضافية من غدد القابلة المنوية . ولايتم الإخصاب إلا عندما يكون البيض جاهزاً للوضع . وأثناء مرور كل بيضة بقناة المبيض تخرج بعض الحيوانات المنوية من القابلة المنوية . وكيفية حدوث هذا غير واضح تماماً ، ولو أنه فى العديد من الحشرات التى يوجد بقابلتها المنوية عضلات قابضة قد يتم طرد بعض الحيوانات المنوية عند انقباض هذه العضلات وفى أحيان أخرى تحدث نبضات مفاجئة نتيجة لانقباض عضلات الجسم تزيد من ضغط الهيموليمف ، مما يؤدى إلى خروج الحيوانات المنوية .

ويسهل اتجاه البيضة بقناة المبيض دخول الحيوان المنوى فمثلا فى ذباب دروسفيلا يتم توجيه النقير الوحيد بالبيضة مقابل فتحة المستقبلة البطنية لقناة المبيض المحتوية على الحيوانات المنوية . وتحدث عمليات مشابهة فى الحشرات الأخرى .

وفى Periplaneta يسبح الحيوان المنوى عند وصوله الى البيضة فى طريق منحنى فى اتجاه سطح البيضة ، وهذا يؤدى به إلى داخل النقير القمعى الشكل . ويتعلق الدخول النهائى بداخل البيضة غالبا بانجذاب كيماوى .

وفى معظم الأحيان يخترق البيضة الواحدة أكثر من حيوان منوى ، ولكن واحدًا منها فقط هو الذى ينجح فى إخصابها ، وتحلل الحيوانات المنوية الأخرى ، ولكن فى ذباب دروسفيلا يخترق البيضة حيوان منوى واحد فقط (Hildreth and Luchesi, 1963) .

وفى القليل من الحشرات يتم الإخصاب والبيضة مازالت بالمبيض ، كما فى الحشرات التابعة لـ Cimicoidea التى يحدث بها الإخصاب داخل التجويف الدموى .

١٥-٢ نضج البويضات Maturation of the oocytes

فى معظم الحشرات يستهل الانقسام الاختزالى للبويضة بدخول الحيوان المنوى فى النقير ، ويهاجر الحيوان المنوى بعد دخوله البيضة إلى منتصفها،وينحل إلى حويصلة نووية vesicular nuclear خلال تلك الفترة تنقسم البويضة أول انقسام اختزالى لها،فى حين أن الانقسام الثانى لايكتمل إلا بعد مرور حوالى خمس دقائق من وضع البيضة . وبعد عدة دقائق تلتحم المغازل الانقسامية للنواة الأولية الذكرية والأنثوية . ويحدث الانقسام غير المباشر الأول وتلتحم الأنوية القطبية الناتجة من الانقسامات الاختزالية للبويضة مع بعضها وتتحلل تدريجيا (Fahmy, 1952) .

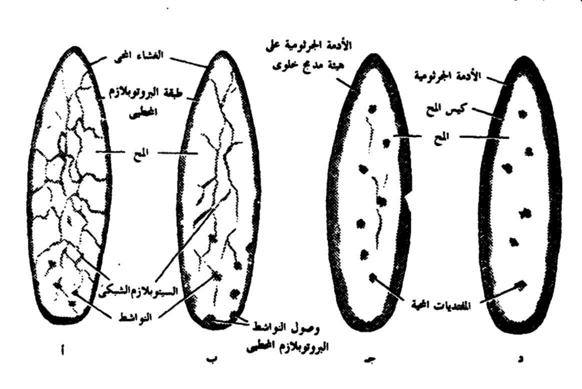
١٥-٣ التفلج (أو الانشطار) وتكون الأدمة الجرثومية (أو البلاستودرم)

Cleavage and formation of the blastoderm

١٥-٣-١ التلقيح والأدمة الجرثومية

بعد وضع البيضة تبدأ نواة زيجوت بيض الحشرات فى الانقسام . وفى جنس *Dacus* (رتبة ثنائية الأجنحة) يحدث الانقسام الأول فى حدود ٣٠ دقيقة من تكوين الزيجوت . ولايصاحب الانقسامات النووية انقسامات خلوية ولكن كل نواة بنوية daughter nuclei تحاط بهالة من السيتوبلازم مكونة وحدة تُسمى نواشط energids . ويتم انقسامات الأنوية البنوية حتى الانقسام الثامن بترتيب تزامنى ، ومما قد يساعد على هذا الترتيب إنها متواصلة سيتوبلازميا وخلال مرحلة الانقسام يزداد سيتوبلازم النواشط على حساب السيتوبلازم الشبكى .

وتتباعد النواشط أثناء انقسامها (شكل ١٥ - ١ أ) ثم ترتب فى طبقة بداخل المح محددة كتلة مستديرة أو مستطيلة من المح . وتتناسب هذه الطبقة مع شكل البيضة . وفى بعض الحشرات ذات التحول النصفى hemimetabolous تأخذ الانوية فى تلك الفترة وضعا سطحيا عن وضعها فى الحشرات ذات التحول التام holometabolous وقد يكون ذلك مرتبطا بكمية السيتوبلازم ، فبيض معظم الحشرات ذات التحول النصفى به كمية قليلة من السيتوبلازم وطبقة البروتوبلازم المحيطية periplasm به رفيعة ، فى حين أن بيض الحشرات ذات التحول التام يكون به كميات أكبر من السيتوبلازم والبروتوبلازم المحيطى سميك .



(شكل ١٥-١) مراحل تكوين الأدمة الجرثومية

وتستمر هجرة النواشط إلى أن تصل وتدخل طبقة البروتوبلازم المحيطية (شكل ١٥ -١ ب) . وتنتشر الأنوية حول المحيط الخارجي للبيضة (شكل ١٥ - ١ ج).وفى نفس الوقت على الأقل فى حشرات رتبة ثنائية الأجنحة يزداد سمك طبقة البروتوبلازم المحيطة نتيجة لإضافة شريط من السيتوبلازم يصبح ذات فجوات .

فى Drosophila ينشأ من غشاء البلازما ثنايا تمتد بين الأنوية المتجاورة الموجودة بطبقة البروتوبلازم المحيطية وينسحب بعد كل انقسام نووى ، ولكن فى النهاية تمتد الثنايا إلى مابعد الأنوية وتتصل معا من الجهة الداخلية ، بحيث إن كتلة المح غير المقسمة تصبح محاطة بطبقة من الخلايا التى تُسمى بالأدمة الجرثومية أو البلاستودرم blastoderm . (شكل ١٥ - ١ د) ، وفيها تتصل الخلايا المتجاورة بواسطة الأجسام الرابطة (Mahowald, 1963b) *desmosomes* وأثناء تكوين الجدر الخلوية تزداد حجم الأنوية وتظهر النويات بها لأول مرة . وفى بادىء الأمر توجد الأنوية بجوار الجدار الخارجي للخلايا ، ولكن تتحرك للداخل فيما بعد ، ويحتل مكانها السابق أغشية محببة وغير محببة ، وأجسام شريطية وأجسام سبحية (Mahawold, 1963a) .

١٥-٣-٢ مغتذيات محية

أحيانا فى كثير من الحشرات تهاجر بعض النواشط فقط إلى المحيط الخارجي للبيضة لتكون الأدمة الجرثومية ، ويبقى البعض الآخر فى المح ليكون خلايا محية *yolk cells* أو مغتذيات محية *Vitellophuges* . فمثلا فى جنس *Dacus* يستمر وجود حوالى ٣٨ فقط من مجموع ١٢٨ نواشط فى المح لتكون مغتذيات محية أولية ، ويزداد عددهم إلى ٣٠٠ نتيجة انقسامات متتالية . عادة تبدأ المغتذيات المحية فى الانفصال بعد الانقسام السادس أو السابع وتتميز بكبر حجم النواة التى تزداد نتيجة لانقسامات غير مباشرة داخلية للكروموسومات .

وتقوم المغتذيات المحية بعدة وظائف ، فتكون مرتبطة بعملية تفكيك وتحليل المح خلال مراحل التطور المختلفة ، وأثناء احتضان المعى الأوسط للمح تشترك فى تركيب جزء من النسيج الطلائى للمعى الأوسط ، كذلك تشترك فى تكوين سيتوبلازم جديدومسئولة عن انقباضات المح بإنتاج شق التسيل الموضعى اللازم لذلك .

١٥-٣-٣ العوامل التى تتحكم فى التفلج وتكوين الأدمة الجرثومية

تتحكم فى بداية التفلج وهجرة الأنوية البنوية مركز التفلج cleavage centre وموضعه فى منطقة مستقبل الرأس وعموما..لا يمكن تمييز مركز التفلج مرفولوجيا ولكن يميز بالمنطقة التى منها تتحرك نواة الزيجوت قبل إنقسامها وبالتالى المكان الذى تتقدم منه النواشط . يتنبه مركز التشقق غالبا بدخول الحيوان المنوى داخل البيضة .

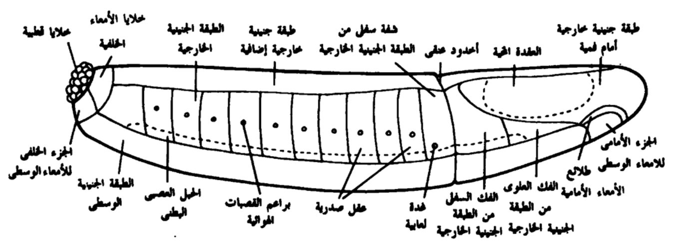
وفى معظم الحشرات تتحدد المحاور الأساسية للجنين قبل وضع البيضة . إذاً فالطرف الخلفى للبيضة الذى يكون متجهاً إلى الأمام أو إلى أعلى عند وجود البيضة بالمبيض يصبح مكان رأس الجنين،وكذلك يتوافق السطح الظهرى . وهذا التوافق ينتج من وجود عامل توجيه ذى ترابط بالبويضة . ففى دورسفيلا تكون الرأس الجنينية دائماً بطرف البيضة المواجهة للخلايا المغذية ، كذلك الخلايا الحويصلية تتميز بدرجات متفاوتة،ويكون لها دور فى تحديد قطبى

البيضة . فى دروسفيلا غالبا ما يتحدد المحور الظهرى - البطنى بعوامل خارج الحوصلة ، وفى معظم الحشرات تتخذ الخلايا الحوصلية النووية موضعا فى اتجاه الجهة الظهرية للبيضة (Gill, 1964) .

١٥-٤ المراحل المبكرة من النمو الجنينى Early development of the embryo

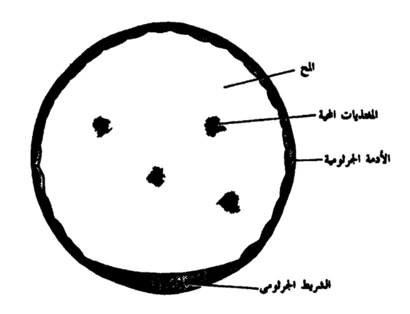
١٥-٤-١ تكوين الشريط الجرثومى

تتكون الأدمة الجرثومية فى معظم بيض الحشرات من غلاف رفيع متجانس يحيط بالمح ، ولكن يزداد سمك هذه الطبقة فى منطقة السطح البطنى للبيضة نتيجة لزيادة الانقسامات الخلوية به . هذا التخليط يمثل الشريط الجرثومى أو المنتشى germ band الذى سوف ينشأ من الجنين ، أما باقى الأدمة الجرثومية ، فتستمر كأنسجة جنينية إضافية extra embryonic tissues (شكل ١٥ - ٣) . وأحيانا كما فى رتبة Mallophaga وجنس Apis تبدأ الأدمة الجرثومية كطبقة سميكة ، ثم تقل فى السمك ، فيما عدا منطقة بالشريط الجرثومى ، فى حين أنه فى بعض حشرات رتبة حرشفية الأجنحة تتميز الأدمة الجرثومية منذ بداية تكوينها إلى شريط جرثومى وأنسجة جنينية إضافية .



(شكل ١٥-٢) المساحات الورقية المتوقعة فى الأدمة الجرثومية فى بيض جنس Dacus . (عن Anderson) .

وفى البيض قليل الستيوبلازم قد يكون الشريط الجرثومى على هيئة قرص صغير أو كخط رفيع ، ثم يزداد فى الحجم ويتميز إلى جزء عريض ، وهو منطقةالرأس الأولية protocephalon ، وجزء ضيق يمثل منطقة الجزع الأولية protocorm (شكل ١٥ - ٤ أ) ، فى حين أنه فى بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة المحتوى على كميات وفيرة من السيتوبلازم تتمثل معظم الأدمة الجرثومية فى الشريط الجرثومى . ولايوجد إلا القليل فقط من الأنسجة الجنينية الإضافية (شكل ١٥ - ٢) .



(شكل ١٥-٣) رسم توضيحى لقطاع عرضى فى بيضة نامية موضحاً التخطيط البطنى المكون للشريط الجرثومى .

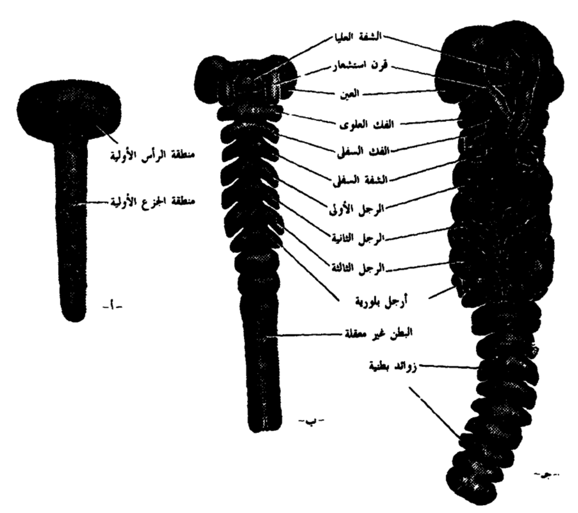
وينظم إنماء الشريط الجرثومى مركزين : فيوجد بالجهة الخلفية للبيضة مركز تنشيط activating centre ، ويتنبه للنشاط بوصول أنوية التفلج . وهذا ينبه إنتاج مادة تنتشر إلى الأمام فى البيضة مؤديا إلى تنشيط مركز التميز differentiation centre بمنطقة الصدر المتوقعة المستقبلية .

ويتحكم مركز التميز فى نمو الشريط الجرثومى عن طريق حدوث انقباضات محلية فى المح مؤديا إلى ظهور فراغات أعلى الأدمة الجرثومية وبتلك الفراغات ينشأ الشريط الجرثومى السميك . تلى ذلك عمليات متعاقبة مثل تكوين الطبقة الجنينية الوسطى أو الميزودرم *mesoderm* والتعقيل وتكوين أعضاء تبدأ جميعا من مركز التميز، وتنتشر منها للأمام والخلف ويستمر هذا المركز فى مهمته إلى أن يتم تعقيل الجنين، فى ذلك الحين يحل مراكز التعقيل Segmental centres محل وظيفة مركز التميز، وتكون هذه آخر المراكز الوظيفية أثناء وجود الجنين على هيئة وحدة فردية فعالة .

١٥-٤-٢ تكوين الجسم الكرى

يعتبر تكوين الجسم الكرى الوسيلة التى تنبعج فيها الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الداخلية أو الأندودرم endoderm من الطبقة الجنينية الخارجية أو الأكتودرم . ولاتعد طريقة تكوين الجسم الكرى فى الحشرات مماثلة فى تكوينها فى مجاميع الحيوانات الأخرى (Johannsen and Butt, 1941) ، فلا يحدث انبعاج عميق ، ولكن تتكون فقط طبقة خلايا داخلية أسفل الشريط الجرثومى .

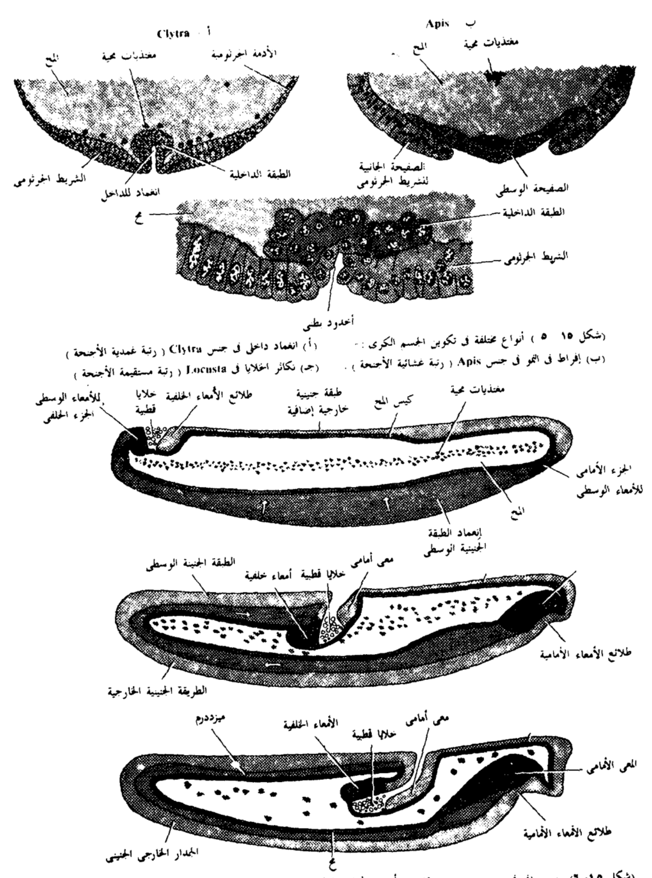
وتختلف الوسيلة التى تتكون بها الطبقة الداخلية فى مجاميع الحشرات المختلفة .



(شكل ١٥-٤) مراحل نمو جنينية مبكرة فى جنس **Ornithacris** مبيناً الجنين بعد إزالة الأغشية الجنينية .

فى بعض حشرات مستقيمة الأجنحة تبرز الخلايا من السطح العلوى للشريط الجرثومى ، إما على السطح الكلى كما فى التطاطات ، أو على امتداد الخط الوسطى ، ومنها تنتشر لتكون الطبقة الداخلية كما فى الجراد من فصيلة *Acrididae* (شكل ١٥ – ٥ جـ) وفى هذه الحالة يظهر أخدود مؤقت على السطح البطنى الذى قد يمكن تمثيله بالثقب الجرثومى **blastopore** فى حيوانات أخرى .

وفى بعض الحشرات من رتبة ثنائية الأجنحة تشبه المرحلة الأخيرة من تكوين الجسم الكرى ظاهريا مثيله فى الحيوانات الأخرى ، حيث تظهر براعم مؤخر المعى الأوسط **Posterior midgut rudiment** غائرة فى المح . تبدأ إنغمادات الطبقة الجنينية الوسطى على طول السطح البطنى ، ولكن امتداد الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الخارجية التى تصل لتغليفها تدفع انغمادات براعم مؤخر المعى الأوسط ا ، ومستقبل المعى الخلفى **Proctodeum** إلى الأمام على السطح الظهرى للجنين (شكل ١٥ – ٦ أ ، ب) ، ثم إن انغماد مستقبل المعى الخلفى يحمل براعم مؤخر المعى الأوسط عميقاً بالمح . (شكل ١٥ – ٦ جـ) ، وتنغمد عناصر الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الداخلية عادة فى نفس الوقت ، حيث إن طرفى الطبقة الوسطى تمثل الطبقة الجنينية الداخلية وينشأ منها المعى الأوسط .

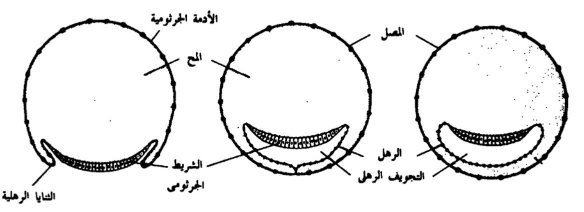


(شكل ١٥ ـ ٥) أنواع مختلفة في تكوين الجسم الكرى :- (أ) انغماد داخلي في جنس Clytra (رتبة غمدية الأجنحة) (ب) إفراط في النمو في جنس Apis (رتبة غشائية الأجنحة). (جـ) تكاثر الخلايا في Locusta (رتبة مستقيمة الأجنحة)

(شكل ١٥ ـ ٦) رسم بياني في جنين جنس Dacus (أ) بعد ثماني ساعات من وضع البيضة. (ب) بعد تسع ساعات من وضع البيضة (حـ) بعد إثنى عشرة ساعة من وضع البيضة. تشير الأسهم إلى حركة الطبقة الجنينية الوسطى.

١٥-٤-٣ تكوين الأغشية الجنينية

لا يبقى الشريط الجرثومى مكشوفا على سطح المح،لكن يغطى بطبقة أو أكثر من الأغشية الجنينية ، فبعد تكوين الشريط الجرثومى بقليل تنشأ من حوافه ثنيتان رمليتان (شكل ١٥-٦أ) تمتدان تجاه بعضهما بالسطح البطنى أسفل الجنين إلى أن تتقابلا وتلتحما معا فى الخط الوسطى البطنى (شكل ١٥-٧ ب) . وبهذا يقع الجنين على سطح ظهرى لتجويف صغير يُسمى بالتجويف الرهلى amniotic Cavity الذى يتحدد بغشاء دقيق يعرف بالرهل amnion . أما الغشاء الدائرى خارج المح يُعرف بالمصل Serosa،وقد يبقى الرهل والمصل على اتصال بمكان التحام الثنايا الجنينية ، (شكل ١٥-٧ ب)،أو قد ينفصلان تماما ويغور الجنين بداخل المح،وفى هذه الحالة يخترق المح المساحة بين غشائى الرهل والمصل (شكل ١٥-٧ جـ) .



(شكل ١٥ -٧) مراحل تكوين التجويف الرهلى .
(أ) ثنايا جانبية تبدأ فى النمو فوق الشريط الجرثومى .
(ب) الثنايا الجانبية تتقابل أسفل الشريط الجرثومى .
(جـ) انفصال الرهل والمصل، وينغمر الجنين داخل المح .

١٥-٥ حركة الجنين Blastokinesis

١٥-٥-١ الحركة الجنينية

فى الرتب الأولية للحشرات يكون الجنين صغير الحجم نسبيا ، بالمقارنة بحجم البيضة ، وفى كثير من هذه المجاميع يقوم الجنين بحركات مكثفة ومنظمة بداخل المح . وتعرف كل عمليات الإزاحة والدوران والالتفاف للجنين داخل البيضة فى مجموعها بالحركة الجنينية Blastokinesis . وقد تتميز هذه الحركات إلى حركات اعتدال Katatrepsis وحركات انقلاب anatrepsis وهذه الاصطلاحات تشير إلى أنواع مختلفة من الأنشطة فى مجاميع الحشرات ، فمثلا فى Acrididae يشير الانقلاب anatrepsis إلى حركة الجنين بعيد عن القطب السفلى للبيضة ، فى حين يرمز الاعتدال Katatrepsis إلى الحركة التى تنقل الجنين من السطح البطنى إلى السطح الظهرى للبيضة (Roonwal, 1937) . وتختلف مدى الحركة الجنينية فى أجناس الحشرات المختلفة .

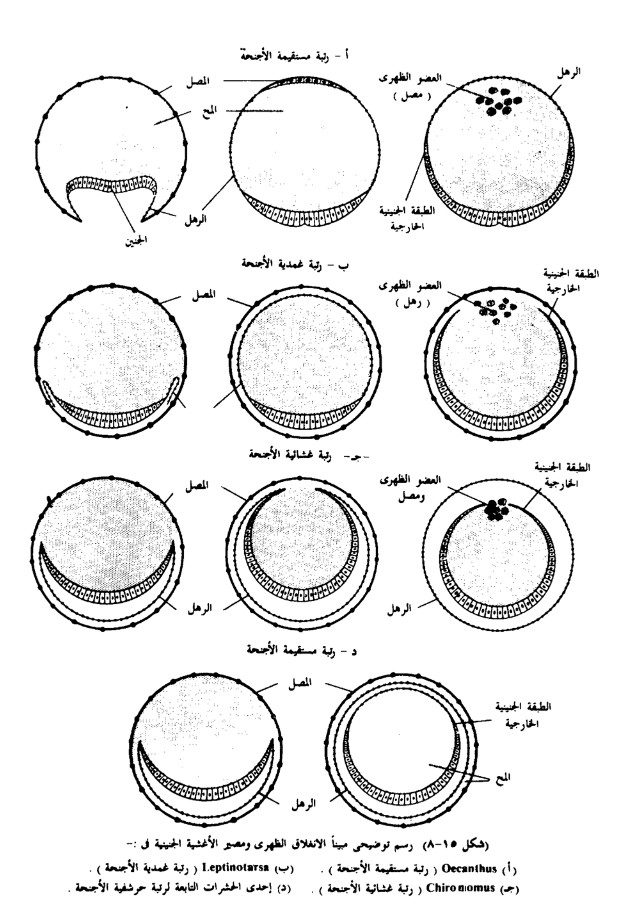
والميكانيكية التى تحدث بها هذه الحركات غير معروفة بالضبط ، ولكن يبدو أن هناك قوة دفع تنشأ من الشريط الجرثومى حيث أن الحركات الكثيفة تستمر فى الحدوث ، بالرغم من الإتلاف التجريبى للأغشية الجينية الإضافية .

١٥-٥-٢ الانغلاق الظهرى

فى كثير من الحشرات يكون أحد نواتج حركة الجنين هو انعكاس للوضع النسبى بين الجنين والمح . فى بادىء الأمر يقع الجنين على أو بداخل المح ، ولكن عند الانتهاء من الحركات الجنينية ينحصر المح بداخل الجنين ، وهذا يتم نتيجة تكوين الغلاف الظهرى للجنين . هذه العملية تميز إلى مرحلتين : المرحلة الأولى أو التمهيدية يحدث فيها انغلاق ظهرى من الأغشية الجنينية الإضافية نتيجة الحركات الجنينية . وفى المرحلة الثانية تستبدل الأنسجة التمهيدية بأنسجة الطبقة الجنينية الخارجية التى تنمو من كلا الجانبين إلى أعلى لإتمام الانغلاق الظهرى النهائى .

يلاحظ اختلاف طرق إتمام الانغلاق الظهرى ، فمثلاً فى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة ، حيث تؤدى الحركة الجنينية إلى تغليف المح بواسطة أغشية الرهل والمصل (شكل ١٥ - ٨ أ) ، فأثناء امتداد الطبقة الجنينية الخارجية لتحل هذا الانغلاق التمهيدى ، ينكمش الرهل والمصل . ويقتصر وجودهما على منطقة ظهرية أمامية ، ثم أخيراً ينغمد المصل فى المح على هيئة انغماد أنبوبى (شكل ١٥ - ٩) الذى يمثل العضو الظهرى الثانوى Secondary dorsal organ الذى فى النهاية يهضم فى المعى الأوسط .

وفى حالة غياب الحركة الجنينية يتم الإنغلاق الظهرى بإعادة ترتيب الأغشية الجنينية مع إبقاء الجنين مستقراً نسبيا . فى جنس *Leptinotarsa* (رتبة غمدية الأجنحة) ، وبعض الحشرات أخرى من فصيلة ***Chrysomelidae*** ينحل الرهل بداخل المصل (١٥ — ٨ ب) ، ويستبدل فيما بعد بواسطة الطبقة الجنينية الخارجية ، فى حين أن المصل تظل سليمة كغشاء كامل من الخارج .



(شكل ١٥-٨) رسم توضيحى مبيناً الانغلاق الظهرى ومصير الأغشية الجنينية فى :-
(أ) Oecanthus (رتبة مستقيمة الأجنحة) . (ب) Leptinotarsa (رتبة غمدية الأجنحة) .
(جـ) Chironomus (رتبة غشائية الأجنحة) . (د) إحدى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

الفصل السادس عشر

نماذج غير عادية من التطور

UNUSUAL TYPES OF DEVELOPMENT.

أحيانا تحتفظ الأنثى بالبيض بداخل جسمها بعد إخصابه ، بحيث يبدأ النمو الجنينى به قبل وضعه . ولو امتدت مدة النمو الجنينى الداخلى ، فقد يفقس البيض وتخرج اليرقات داخل جسم الحشرة الأم ، وفى بعض الأجناس يتم تغذية اليرقات وهى بداخل جسم أمها ؛ وبالتالى تضعه على هيئة يرقة سرعان ماتتعذر . وتسمى هذه الظاهرة بولادة الأحياء . viviparity ، وفى حالات أخرى يكون البيض فقير فى المح . ويتغذى الجنين عن طريق تركيب شبيه بالمشيمة يوجد فى القنوات التناسلية للأنثى أو بداخل التجويف الدموى بها . وقد يخرج من بيض الكثير من الحشرات المتطفلة أكثر من يرقة ، بدلاً من فرد واحد ، وتسمى هذه الظاهرة بتعدد الأجنة Polyembryony .

وقد ينمو البيض بدون إخصاب أى يتكاثر بكريا Parthenogensis وهى ظاهرة تحدث أحياناً فى بعض أنواع الحشرات ، فأما جنس الحشرة الناتج من هذا النوع من التكاثر ، فيعتمد على سلوك الكروموسومات وقت الانقسام الاختزالى ، عموماً فالبيض الفردى الكروموسومات haploid eggs تخرج منه ذكور والبيض الثنائى الكروموسومات diploid تخرج منه الإناث ومن آثار التكاثر البكرى أنه يقلل من تكييف الحشرة ولكن فى بعض الحالات يتغلب على هذا بتبادل التكاثر البكرى مع التكاثر الجنسى بين الأجيال . وقد يحدث نضج جنسى فى القليل من الحشرات ، وتبدأ فى إنتاج ذرية وهى مازالت فى طور اليرقة أو العذراء ، وتُسمى بظاهرة تكاثر الأطوار غير الكاملة paedogenesis .

١٦-١ ظاهرة ولادة أحياء Viviparity

قد يخصب بيض الحشرات أثناء وجوده فى المبيض أو فى الجزء العلوى من قناة المبيض وفى بعض الأجناس يحتفظ بالبيض داخل جسم الأنثى لفترة قبل وضعه . ونتيجة لذلك يبدأ مراحل النمو الجنينى بالبيض أثناء وجوده بجسم الأنثى . فى بيض جنس Cimex ، حيث يحدث فيه الإخصاب بداخل التجويف الدموى haemocoelic insemination فعندما يتم وضع البيض يكون الجنين تقريبا فى مرحلة الحركة الجنينية blastokinesis . وفى أجناس أخرى قد يحتفظ بالبيض داخل جسم الحشرة إلى حين الانتهاء من النمو الجنينى قبيل الفقس أو إلى مابعد ذلك . ويطلق على تلك الأجناس بالأجناس الولودة Viviparous .

١٦-١-١ الولادة البيضية

فى كثير من الأجناس يحتجز البيض فى القناة التناسلية إلى وقت قريب من الفقس ، حيث يفقس البيض قبل وضعه مباشرة أو أثناء وضعه . وفى هذه الحالة توجد جميع العناصر الغذائية ضمن محتويات البيضة ، ولاتنشأ أعضاء خاصة لتغذية الجنين . ويُسمى هذا النوع بالولادة البيضية Ovoviviparity ، وتختلف عن وضع البيض الطبيعى Oivparity فقط فى حجز البيض داخل الجسم .

تحدث الولادة البيضية على فترات متقطعة فى العديد من الحشرات التابعة لرتب ذباب مايو ، الصراصير وفرس النبى ، ونصفية الأجنحة المتجانسة ، هدبية وحرشفية وغمدية الأجنحة . وهى كثيرة الحدوث فى حشرات ثنائية الأجنحة ومنها الأمثلة التالية :-

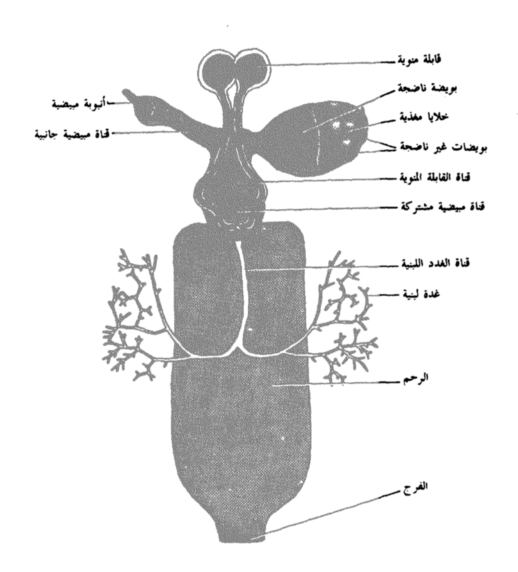
تضع حشرات جنس Musca عادة بيضاً ، ولكن قد يحتجز البيض بعد إخصابه وتلد يرقات . فى هذه الحالة يحتفظ بالبيض فى قناة المبيض الوسطى التى تتضخم جدا متخذة شكل الرحم . وينتج ذباب Tachinids أعداد كبيرة من البيض ، مثله كمثل كثير من الحشرات ثنائية الأجنحة التى تضع بيضا ، ولكن فى الأجناس التى تمتاز بالولادة البيضية مثال Sarcophaga يتم تبويض عدد قليل من البيض فى الدورة الواحدة ، أما ذباب Musca larvipara فتنضج بيضة واحدة فقط كبيرة الحجم فى الدورة الواحدة . وهذه النسبة المنخفضة فى انتاج البيض تعبر عن درجة الحماية القصوى التى تستطيع أن توفرها الأنثى للبيضة التى تحملها بالمقارنة بالإناث التى تضع بيضها فى البيئة الخارجية .

أما زيادة حجم البيضة فيرجع إلى تراكم المزيد من العناصر الغذائية بحث يستطيع أن ينمو الجنين إلى مابعد مرحلة الفقس ، ويتم ولادة اليرقات فى مرحلة متقدمة من النمو . فمثلا يرقات Hylemya strigosa تمر بالعمر اليرقى الأول وتنسلخ إلى العمر الثانى وهى بالبيضة ، وتتخلص من جليد الانسلاخ الأول مباشرة بعد الفقس .

١٦-١-٢ ولادة أحياء

فى بعض الحشرات التى يحتفظ بالبيض فى جسمها بعد الإخصاب يتغذى الجنين مباشرة من الحشرة الأم ، وذلك بالإضافة إلى أو بدل من مح البيضة . هذه الحشرات تعتبر الحشرات الولودة الحقيقية ، وتحدث بعض التحورات التشريحية فى الأم أو فى البيضة لتسهيل انتقال العناصر الغذائية . وعادة تنتج الحشرات الولودة عددا قليلاً من الذرية بمقارنتها بالحشرات التى تضع بيضاً ، وهذا يرتبط بقلة أعداد الأنابيب المبيضية بها . فمثلا فى إناث جنس Melophagus (رتبة ثنائية الأجنحة) يوجد بها زوج واحد من الأنابيب المبيضية بكل مبيض ، وفى Elassina (رتبة ثنائية الأجنحة) قد يتكون المبيض من أنبوبة مبيضية واحدة فقط وبالمقارنة فإن الحشرات التى تضع بيضًا من جنس Musca يوجد بها ٧٠ أنبوبة مبيضية بكل مبيض .

أحياناً قد يحتفظ بالبيض ويتم النمو بداخل الأنبوبة المبيضية كما فى جنس Hemimerus والمن والحشرات التابعة لفصيلة Chrysomellidae ، فى حين أنه فى حالات أخرى ، كما فى حشرات ثنائية الأجنحة يتضخم المهبل ليكون رحمًا (شكل ١٦ - ٢) . وفى رتبة Strepsiptera والقليل من الحشرات التابعة لفصيلة Cecidomyidae التى تتوالد بكريا ، ينمو البيض داخل التجويف الدموى للحشرة الأم (شكل ١٦-٢) .



(شكل ١٦-١) الجهاز التناسلى الأنثوى فى Glossina

وتبعاً لاقتراح Hagam (1951) يمكن تقسيم الحشرات التى تتكاثر عن طريق ولادة أحياء إلى ثلاث مجاميع :

أولا : الحشرات الولودة ذات المشيمة الكاذبة Pseudoplacental viviparty : تضع الحشرات الولودة ذات المشيمة الكاذبة بيضاً عديم أو قليل المح . يحتجز فى جسم الأنثى ، ويتحصل على المواد الغذائية اللازمة له عن طريق أعضاء تُسمى بالمشيمة الكاذبة Pseudoplacenta ناشئة من أنسجة الجنين ، أو أنسجة الأم . ويكتمل النمو الجنينى إلى مرحلة ماقبل الفقس ، حيث إن اليرقات تعيش حرة خارج الجسم . (شكل ١٦ - ٢) .

أ

المشيمة الكاذبة الأمية الأمامية

بيضة نامية

نواه التفلج

نسيج حويصلي

المشيمة الكاذبة الأمية الخلفية

غلاف الأنبوبة المبيضية

الشمراخ

ب

خلية مغذية

الشريط الجرثومي

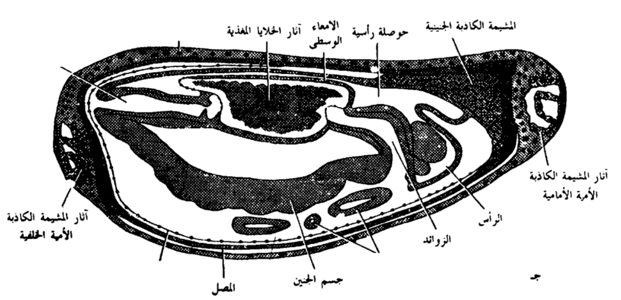
الطبقة الداخلية

الخلايا المصلية

الرهل

طلائع الإمعاء الخلفية

التجويف الرهلي



(شكل ١٦-٢) مراحل في نمو Hemimerus (أ) مرحلة التفلج الأولى . (ب) الشريط الجرثومي كامل التكوين . (جـ) نهاية حركة الجنين .

أولا : **ولادة الأحياء فى رتبة الصراصير وفرس النبى Viviparity in Dictyoptera**: تعتبر ولادة الأحياء فى الصراصير وضع فردى وشاذ . وتضع الصراصير البيض أساسا داخل كيس بيض ootheca ويطرد خارج القنوات التناسلية ، وفى بعض الأجناس قد يحمل كيس البيض بالقرب من الفتحة التناسلية ويبرز منها ، ففى الصرصور الأمريكى يتم وضع هذا الكيس قبل فقس البيض بفترة قصيرة . وتوجد أجناس أخرى كما فى الصرصور الألمانى تستمر أنثاها فى حمل كيس البيض إلى حين الفقس . وفى أجناس أخرى ينبثق كيس البيض ثم يسحب داخل الجسم ثانياً ، حيث يحجز فى جراب الحضنة الأوسط median brood Sac الذى يمتد أسفل باقى الجهاز التناسلى ، ووجد فى هذه الحالة أن كيس البيض ضعيف التكوين ، وبزيادة حجم البيض يبرز من الكيس وفى معظم الأجناس ترجع زيادة الحجم إلى امتصاص الماء ، ولكن فى Diplaptera ، حيث يزداد طول البيض بنحو ٥ – ٦ مرات أثناء النمو الجنينى وجد أن هناك زيادة فى الوزن الجاف ويدل ذلك على أن الأجنحة تحصل على بعض الغذاء من الحشرة الأم .

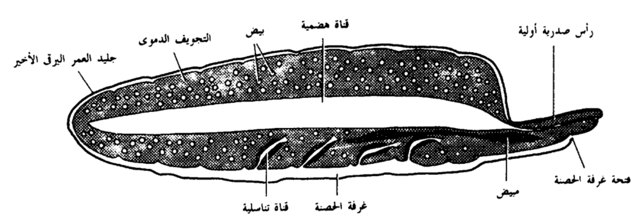
ثانياً : **ولادة أحياء مع التغذية الغدية Adenotrophic Viviparity** : فى حالة الولادة مع التغذية الغدية يمر البيض بعد نضجه وإفراز قشرته إلى منطقة المهبل المتحورة إلى رحم ويحتجز بها . ويكتمل مراحل نمو جنينى مماثل لحالة الولادة البيضية إلا أنه عندما تفقس اليرقات تظل فى الرحم وتتغذى بواسطة غدد خاصة أمية وتتم ولادة اليرقات عند اكتمال الطور اليرقى ، حيث تتعذر الحشرات بعد الوضع بفترة قصيرة وبالتالى فى هذا النوع لاتوجد مرحلة تغذية خارجية لليرقة الحرة . ويوجد هذا النوع من التكاثر بولادة أحياء فقط فى جنس Glossina والحشرات التابعة لجنس Pupipara . فى Glossina تؤدى الأنبوبتان المبيضيتان وظيفتهما بالتبادل ، بحيث تضع بيضة واحدة فقط فى كل دودة وتمر إلى المهبل . ومرحلة النمو الجنينى مرحلة سريعة فمثلا تستغرق حوالى ٣ أيام فى درجة حرارة ٢٤° م فى Glossina Palpalis .

أما يرقات العمر الأول والثانى فتتغذى على إفرازات من غدد « لبنية » milk glands تفتح بواسطة قناة مشتركة فى الرحم (شكل ١٦ – ١) وتمر هذه الغدد فى دورات نمو متتالية تصل أقصاها أثناء الحمل . وتتراكم إفرازات الغدد اللبنية فى الرحم وتمتصها بالتالى اليرقات مما يؤدى إلى انتفاخ قناتها الهضمية الوسطى . وهذه المحتويات تستفيد منها اليرقات النامية فى العمر اليرقى الثانى . أما يرقات العمر الثالث ، فلا تتغذى ، ومع ذلك تزداد تدريجيا فى الحجم . عندما تنسلخ اليرقات فى العمر الثانى ، فإن جليد الانسلاخ لايطرح ، ولكن ينشق فيما بعد بنمو يرقات العمر الثالث ، وأخيراً ينزع جليد الإنسلاخ ويطرد قبل الولادة مباشرة .

فى اليرقات لايوجد اتصال بين القناة الهضمية الوسطى والخلفية وأيضا تكون فتحة الشرج مغلقة وبالتالى لاتفرغ الفضلات من القناة الهضمية الوسطى . أما الأمعاء الخلفية ، فتؤدى وظيفة مخزن للفضلات النيتروجينية وبهذا النظام يمنع اليرقات من تلوث القناة التناسلية للأم .

ثالثا : **ولادة أحياء عن طريق تجويف الدم Haemocoelous Viviparity** : تختلف الولادة عن طريق تجويف الدم عن أنواع ولادة الأحياء الأخرى فى أن النمو الجنينى يتم فى التجويف الدموى للحشرة الأم . ويحدث هذا النوع من الولادة فى جميع الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera ، وفى بعض الحشرات التى تتكاثر فى الأطوار غير الكاملة التابعة لفصيلة Cecidomyidae .

ويوجد فى إناث حشرات رتبة Strepsiptera من ٢ إلى ٣ أنابيب مبيضية على جانبى القناة الهضمية الوسطى لا يوجد بها قنوات مبيضية . وتفرز البويضات الناضجة فى التجويف الدموى نتيجة تهتك جدار الأنابيب المبيضية . وبيض جنس Stylops فقير جدا فى المح،ولكن قد يوجد القليل من المح فى أنواع أخرى مثل جنس Acroschismus. وتدخل الحيوانات المنوية عن طريق قنوات تناسلية تفتح فى الخط الوسطى البطنى للأنثى (شكل ١٦-٣).ويكتمل الإخصاب والنمو الجنينى فى التجويف الدموى مع انتقال مواد غذائية من هيموليمف الحشرة الأم إلى الجنين مباشرة . تفقس اليرقات بداخل تجويف جسم الأم،وتجد طريقها للخارج خلال القنوات التناسلية (Hagan,1951) .

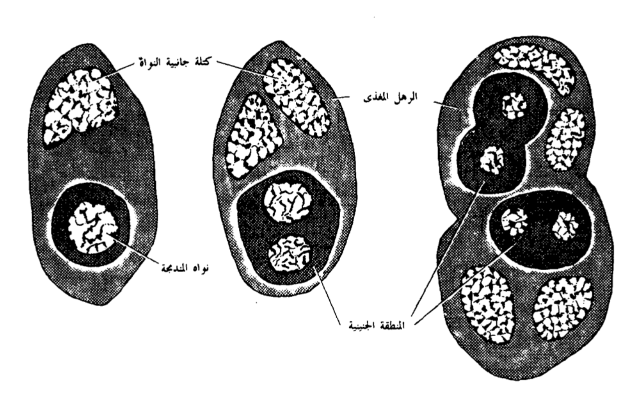


(شكل ١٦-٣) شكل تخطيطى فى أنثى حشرة من رتبة **Strepsiptera** .

فى ذباب جنس Miastor (رتبة ثنائية الأجنحة) يتحرر البيض من أكياس مبيضية بسيطة التركيب إلى التجويف الدموى . ويتغذى البيض بواسطة خلايا مغذية خاصة تنشأ مستقلة عن البويضات،ثم تتغذى من الطبقة المصلية التى تزداد فى السمك وتظهر بها فجوات،وعندما تفقس اليرقات تبدأ فى التغذية على أنسجة الأم،وكذلك على البيض الآخر الذى لم يفقس بعد،وأخيراً تخرج اليرقات من خلال شق تصنعه فى جدار جسم الأم .

١٦-٢ ظاهرة تعدد الأجنحة Polyembryony

فى بعض الحالات بدلا من أن يكون بالبيضة يرقة واحدة تتكون بها يرقتان أو أكثر وتُسمَى هذه بظاهرة تعدد الأجنة . وتحدث هذه الظاهرة أحياناً فى الحشرات التابعة Acridoidea وكذلك فى غيرها من المجاميع ولكنها منتظمة الحدوث عامة فى الحشرات المتطفلة داخلياً . ومن أمثلة ذلك فى حشرات Aphelopus theliae (من رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على جنس Thelia (من رتبة تصفية الأجنحة المتجانسة) وفى العديد من الحشرات التابعة لفصيلتى Encyridae و Ichneumonidae التى تتطفل على بيض ويرقات حشرات رتبة حرشفية الأجنحة . فى جميع الحالات يكون بيض الطفيل صغير الحجم،ونسبة المح به قليلة جداً،حيث يتحصل الجنين على العناصر الغذائية اللازمة من أنسجة العائل الذى يوجد بداخله (شكل ١٦-١ ، ١٦-٤) .



(شكل ١٦-٤) مراحل نمو مبكرة فى Platygaster hiemalis موضحاً تكوين منطقتين جنينيتين فى بيضة واحدة .

عند نضج البويضات فى Platygaster hiemalis ينتج بها جسمان قطبيان يلتحمان معاً ، وتكبر النواة القطبية polar mucleus فى الحجم مكونة كتلة جانبية النواة ، paranuclear mass . ويرتبط بعض السيتوبلازم بالبيضة مع هذه الكتلة ويكون الرهل المغذى trophamnion . أما بقية السيتوبلازم ، فيرتبط مع النواة المندمجة fusion nucleus ، ويكون منطقة جنينية embryonic region . ويحيط الرهل المغذى بالمنطقة الجنينية ، وتنقسم الكتلة جانبية النواة ، وفى نفس الوقت تبدأ الانقسامات التفلجية فى المنطقة الجنينية ، ولكن بعد الانقسام الثانى تنقسم المنطقة كلها إلى نصفين ، وبذلك يتكون جنينان (شكل ١٦ - ٤) وتمر العناصر الغذائية من العائل إلى الجنين من خلال الرهل المغذى ، ولكن فيما بعد تمتص الكتلة جانبية النواة ، ويظهر الرهل المغذى كغشاء رقيق جداً . ويحدث فى بيض P.vernalis عدة انقسامات فى المنطقة الجنينية ويتكون ثمانية أجنة فى كل بيضة .

وتزيد ظاهرة تعدد الأجنة الكفاءة التناسلية للحشرة ، ولكن التأثير الكلى لايزيد عن الكفاءة التناسلية للأجناس وحيدة الأجنة ، لأن الحشرة التى تمتاز بصفة تعدد الأجنة تضع عدداً أقل من البيض . وقد يسهل تعدد الأجنة بقاء النوع ، حيث يقضى فترة طويلة من عمره كطفيل ، ويكون معرضا خلالها لردود أفعال مختلفة من العائل (Clausen, 1940)

٣-١٦ التكاثر البكرى Parthenogenesis

تعرف ظاهرة نمو البيض دون إخصابه بالتكاثر البكرى . ففى العديد من أنواع الحشرات تلجأ الأنثى إلى التكاثر البكرى فى حالة فشلها فى العثور على الذكر ولكن فى حشرات أخرى تعتبر ظاهرة التكاثر البكرى وسيلة أساسية للتناسل . وقد سجلت فى جميع رتب الحشرات فيما عدا رتب الرعاشات ، جلدية الأجنحة ، شبكية الأجنحة والراغيث ويتوقف جنس الحشرة الناتجة من البيضة غير المخصبة على ميكانيكية تميز الجنس وسلوك الكروموسومات عند الإنقسام الإختزالى لنواة البويضية . وفى معظم الحشرات تعتبر الإناث متجانسة الجاميطات homogametic أى (XX) والذكور غير متجانسة الجاميطات heterogametic أى (XO) أو (XY) ويشذ عن ذلك حشرات رتبة حرشفية الأجنحة حيث تكون الإناث هى المحتوية على الجاميطات الغير متجانسة (Kerr, 1962) ، إذاً فالبيض غير المخصب لمعظم الحشرات يحتوى فقط على كروموسومات X لأن كروموسوم Y يأتى فقط عن الذكر ، واحتواء البيضة على واحد أو أثنين من X كروموسوم ، أى إذا كان فردية haploid أو زوجية الصبغيات diploid متوقفة على سلوك الكروموسومات فى الانقسام الاختزالى . أحياناً لايحدث الانقسام النصفى reduction division أو يلى الإختزال مضاعفة عدد الكروموسومات ، بحيث يحتفظ بالعدد الزوجى للصبغيات والتركيب XX للبيضة . هذا البيض ينتج إناث . أما البيض الذى يحدث فيه الانقسام الاختزالى العادى ، ولاتتم فيه مضاعفة للكروموسومات ، فيستمر فردى الصبغيات . وباستمرار تطور هذا البيض ينتج منه ذكور .. الذكور فردية الصبغيات مميزة لبعض المجاميع الحشرية .

ويمكن أن يصنف التكاثر البكرى تبعاً لسلوك الكروموسومات فى انقسام النضج maturation division للبويضة إلى الأنواع الآتية :-

١ - تكاثر بكرى بالانقسام الاختزالى haplo-diploidy : وفيه يحدث الانقسام النصفى بالبويضة . والبيض المخصب ينشأ منه إناث أما البيض غير المخصب ، فينشأ منه ذكور وهذه ظاهرة منتشرة فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة ، وبعض المجاميع الأخرى .

٢ - تكاثر بكرى بالانقسام المباشر apormictic (ameiotic) parthenogenesis لا يحدث به اختزال للكروموسومات وبالتالى النسل الناتج به المكونات الوراثية المميزة للأم وجميع أفراده من الإناث . وهذه الظاهرة شائعة فى الصراصير والمن .

٣ - تكاثر بكرى بالانقسام الذاتى automictic(meiotic) parthenogenesis ويحدث الانقسام الاختزالى المعروف ولكن يليه اندماج نواتين ، وبالتالى تستعيد الكروموسومات العدد الزوجى للصبغيات فمثلا قد تتحد نواة الأنثى الابتدائية مع النواة القطبية الثانية أو تتحد نواتان من الأنوية التفلجية . وهذا النوع من التكاثر ينشأ منه إناث فقط ويحدث مثلا فى حشرات coccids .

إنتاج ذكور فقط ، ويُسمى Arrhenotoky

إنتاج إناث فقط ، ويُسمى thelytoky

إنتاج الجنسين ويُسمى amphitoky .

١٦ - ٤ تكاثر الأطوار غير الكاملة Paedogenesis

أحيانا تنضج الأطوار غير الكاملة للحشرات مبكراً ، وتستطيع أن تتكاثر وهذه الظاهرة تُسمى Paedogenesis أى تكاثر الأطوار غير الكاملة . تنشأ هذه الظاهرة نتيجة عدم توازن هرمونى . ومعظم الحشرات التى تتكاثر فيها الأطوار غير البالغة تشمل بكرى وولادة أحياء .

هذه الحشرات يمكن أن تقسم حسب الطور الحشرى الذى يضع الذرية .

فتكاثر الأطوار غير الكاملة فى ذبابة جنس Miastor يتم تحت الظروف الغذائية الجيدة جداً أو السيئة جداً . تتحرر اليرقات الصغيرة للطور اليرقى المتناسل لذباب Miastor فى تجويف الجسم ، وتبدأ فى التغذية على أنسجة الأم . وفى آخر الأمر تخرج من جدار جسم الأم . وتحت الظروف الغذائية المناسبة تتطور الذرية إلى حشرات كاملة .

الفصـــل السابـع عشـر

الفقس والنمو بعد الجنينى

HATCHING AND POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

تقوم اليرقة بعد اكتمال نموها بداخل البيضة بشق أغشية البيضة ، وقد يكون لديها أداة خاصة للقيام بهذه المهمة . وأثناء الفقس أو بعده مباشرة تطرح كثير من الحشرات جليدها الجنينى .

بعد الفقس تبدأ اليرقة فى التغذية والنمو ، وبما أن درجة تمدد الجليد محدودة ، فإنه لابد أن يتخلل مرحلة النمو عدداً من الانسلاخات . ويتفاوت عدد مرات الانسلاخ فى الحشرات المختلفة وعادة يقل عددها الحشرات الأكثر تقدما ، وعموماً يزداد وزن الحشرة تدريجياً وتزداد المقاييس الطولية لجسم الحشرة فى خطوات متوافقة مع الإنسلاخات أو قد تكون تقريباً مستمرة إذا كان تركيب جدار الجسم غشائى كما هو الحال فى كثير من اليرقات . بما أن مناطق الجسم تنمو بمعدلات مختلفة ، فبالتالى لايمكن توضيح النمو بعلاقة رياضية بسيطة حيث إن نمو طبقة البشرة epidermis والأعضاء الداخلية قد يستلزم زيادة فى حجم الخلية أو زيادة فى عدد الخلايا .

ويشمل النمو من الشكل اليرقى إلى الحشرة الكاملة عادة درجات من التطور،وفى كثير من الحشرات يرتبط الشكل اليرقى بشكل الحشرة الكاملة بواسطة بعض الاعتبارات المورفولوجية،ولكن فى أحيان أخرى يوجد طور العذراء الذى يتوسط العمر اليرقى الأخير والطورالكامل،وهذا الطور يسمح بتحور كبير فى الشكل والسلوك بين اليرقة والحشرة الكاملةوفى هذه الحالة قد تتخذ اليرقات عدة أشكال ، أحياناً تغير اليرقة من سلوكها أو البيئة التى تعيش فيها أثناء فترة حياتها،ويلازم ذلك تغير فى الشكل وتعرف هذه الظاهرةبالتحول غير المتجانس heteromorphosis

الفقس HATCHING

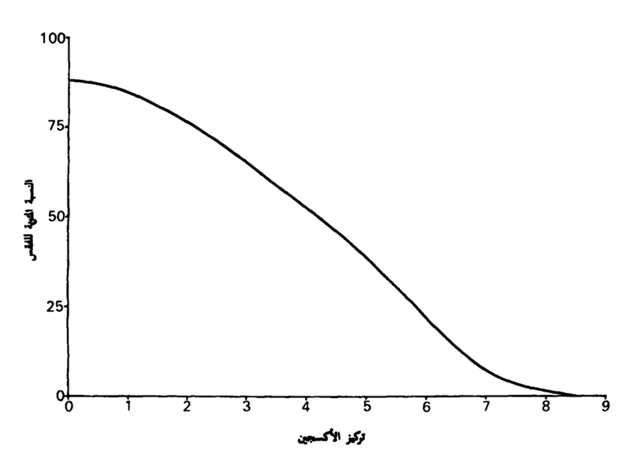
١٧-١ الخروج من البيضة Escape from the egg

١٧-١-١ منبهات الفقس

تخرج اليرقة كاملة التكوين من البيضة عن طريق تمزيق كل من الغشاء المحى والجليد المصلى فى حالة وجوده وقشرة البيض . المنبهات التى تنبه الفقس غالباً غير معروفة وفى كثير من الحالات يتم الفقس فى أى وقت يكون الجنين مستعداً لذلك،حتى إنه فى بعض الحالات يمكن لبعض العوامل المنبهة الخارجية أن تؤثر على الفقس . فوجد مثلاً

أن بيض الجراد من جنس Schistocerca يفقس أساساً عند شروق الشمس (Hunter-Jones 1966) وبيض جنس Epitheca (رتبة الرعاشات) يفقس عند غروب الشمس (Corbet, 1962) .

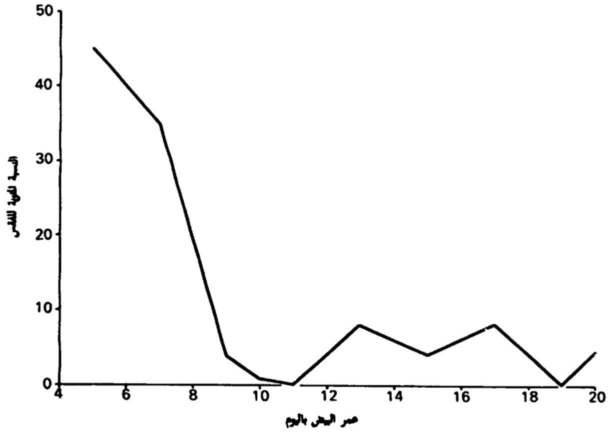
فى بعض الحالات توجد تنبيهات خاصة للفقس ؛ فمثلا يفقس بيض بعض أنواع Lestes (رتبة الرعاشات) عند بلل البيض ، بشرط أن تكون درجة الحرارة أعلى من درجة معينة ، ويفقس بيض بعوض جنس Aedes عند غمره فى ماء مزال منه الأكسجين ، وكلما قل الأكسجين زادت نسبة الفقس (شكل ١٧ ــ ١) وتختلف الإستجابة باختلاف عمر البيضة فتكون اليرقات أكثر حساسية بعد اكتمال نموها ، وفى هذه الحالة يتم الفقس ، حتى فى الماء المشبع بالأكسجين (شكل ١٧ ــ ٢) ، ولكن إذا لم يبلل البيض لفترة ، فيتم الفقس عند الإنخفاض الشديد فى معدل الأكسجين ويستشعر انخفاض معدل الأكسجين مركز حسى بمنطقة الرأس أو الصدر . وأقصر درجة حساسية تتزامن مع فترة نشاط قصوى للجهاز العصبى المركزى بدلالة تركيز مادة الأسيتيل كولين . ولانخفاض معدل الأكسجين تأثير عكسى تماماً على فقس اليرقات من بيض Agabus الذى يتم فقط فى ماء غنى بالأكسجين ، (Jackson, 1958) .



(شكل ١٧-١) النسبة المئوية للفقس فى بيض بعوضة الأيدس الذى يوضع فى الماء الذى يحتوى على نسب مختلفة من تركيزات الأكسجين ، وتركيزات رطوبة نسبية من ٩٠ ــ ١٠٠ ٪ (عن كليمنتس ١٩٦٣)

ومن ضمن الحشرات الأرضية جنس Dermatobia (رتبة ثنائية الأجنحة) التى ينبه دفء جسم العائل بيضها للفقس فى حين أنه فى بيض النطاط نجد أن فقس البيضة وخروج يرقة منها يؤدى ميكانيكيا إلى إزعاج غيرها من البيض بنفس الكتلة ويجبرها على الفقس،وبالتالى يفقس بيض الكتلة الواحدة تقريباً فى وقت متقارب جداً . (Uvarov 1966) .

كذلك تعتبر درجات الحرارة المناسبة أساسية لفقس بيض جميع أنواع الحشرات،ويوجد حد معين لانخفاض درجة الحرارة عنده لا يتم الفقس وتختلف هذه الدرجة باختلاف الحشرات،فتكون حوالى ٨° م فى بق Cimex ، ١٣° م فى Oncopeltus و ٢٠° م فى الجراد من جنس Schistocerca . ويلاحظ أن درجات الحرارة الملائمة لفقس البيض تختلف عن درجة الحرارة الملائمة لاكتمال النمو الجنينى ، فقد ترتفع عنها كما فى جنس Cimex (١٣° م) أو تقل عنها كما فى جنس Schistocerca (حوالى ١٥° م) . وفشل الفقس فى درجات الحرارة المنخفضة قد تكون له علاقة بقلة نشاط اليرقة ، فمثلاً يرقات جراد Schistocerca حديثة الفقس تكون عادة غير طبيعية النشاط فى درجة حرارة أقل من ١٧° م ويستمر نشاط الحشرة بطيئاً فى درجة الحرارة الأقل من ٢٧° م (Hussein,1937) . وعادة يقل نشاط البق من جنس Cimex فى درجة حرارة أقل من ١١° م . بالإضافة إلى ذلك،فإن درجات الحرارة لابد أن ترتفع إلى حد معين حتى تستطيع الإنزيمات الهاضمة لطبقة الجليد المصلى القيام بوظيفتها بكفاءة (شكل ١٧-٢)



(شكل ١٧-٢) نسبة الفقس المئوية لبيض بعوضة إيدس فى أعمار مختلفة تحت ظروف غير نموذجية ، مثل الماء المشبع بالهواء الذائب .

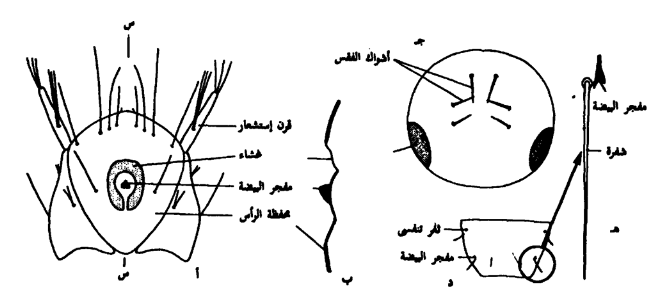
١٧-١-٢ ميكانيكية الفقس

تشق معظم الحشرات طريقها من البيضة عن طريق ابتلاع السائل الرهلي مما يؤدى إلى زيادة حجمها،ثم عن طريق دفع الدم إلى الأمام بواسطة انقباضات البطن،وبالتالى تبذل منطقة الرأس ضغطاً على قشرة البيضة . قد تزيد الحشرة أحياناً من حجمها من طريق ابتلاع الهواء الذى ينفذ من قشرة البيضة،أو الذى يدخل بداخلها عقب التمزيق الأولى لأغلفة البيضة . وتوجد فى جنس Acheta عضلات خاصة فى جسم اليرقة تساعدها فى عملية ضخ الدم وهذه العضلات تتحلل بعد الفقس . ويلاحظ أنه قد توجد عضلات مماثلة فى حشرات أخرى تكون فعالة فقط وقت الانسلاخ .

قد تنشق قشرة البيض بأسلوب غير منتظم معتمدة على المكان الذى تم به الضغط الداخلى ؛ فمثلاً فى جنس Agabus يظهر شق طولى بقشرة البيض ، وفى حالات أخرى تنشق قشرة البيض على طول خط ضعيف كالذى يشاهد فى خطوط الفقس الطولية فى *Calliphora* ، أو عند نقطة اتصال جسم قشرة البيضة مع غطاء البيضة كما فى رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة . وفى بيض البعوض من جنس *Aedes* يوجد خط ضعيف فى طبقة الجليد المصلى ومنه يمتد شق بطريقة سلبية بقشرة البيض ، وربما يكون ذلك بسبب شدة الاتصال بين طبقة المصلية وقشرة البيض (Judson and Hokama , 1965) . وقد تتم عملية الفقس فى كثير من بيض الحشرات بمساعدة أعضاء جليدية توجد عادة على منطقة الرأس ، وتسمى بمفجرات البيضة egg busters . وقد توجد هذه الأعضاء على جليد الرأس الجنينى فى رتب الرعاشات ، مستقيمة الأجنحة ، نصفية الأجنحة غير المتجانسة ، شبكية الأجنحة وTrichoptera ، أو قد توجد على جليد اليرقات للعمر الأول فى الحشرات التابعة لرتبة البراغيث Siphonaptera ، وفصيلة Carabidae ، وتحت رتبة Nematocera . وتختلف أشكال مفجرات البيضة ؛ فمثلاً فى فصيلة *Pentatomidae* تأخذ هيئة سن مركزى على شكل حرف Y أو T . وأحياناً كما فى البراغيث والبعوض وذباب جنس *Glossina* قد يوجد السن فى منخفض غشائى يمكن انتصابه نتيجة زيادة ضغط الدم به . فى جنس *Agabus* يوجد مفجر البيضة على هيئة شوكة على جانبى الرأس ، أما فى Cimicomorpha ، فيوجد صف من الأشواك على جانبى الوجه يمتد بين العين والشفة العليا (شكل ١٧ ــ ٣) . وفى جنس *Polyplax (Siphunculata)* يوجد بها زوج من الأشواك ذات نصل رمحى الشكل ينشأ من انخفاضات قمتها ، أما فى القمل من جنس *Pediculus (Siphunculata)* ، فيوجد به خمسة أزواج من هذه الأنصال . وفى جنس *Haematopinus* يوجد من ٩ إلى ١٠ أزواج .

فى كثير من الحشرات التابعة لتحت رتبة Polyphaga توجد مفجرات البيضة على العقل الصدرية أو البطنية لليرقات بالعمر الأول (Van Emden, 1946) . فمثلاً فى جنس *Meligethes* يوجد سن على كل جانب من جانبى العقل الصدرية الأولية الوسطى والخلفية فى حين أن يرقات Tenebrionids فيوجد بها سن صغير على كل جانب من ترجات العقل الصدرية الأولية والوسطى والخلفية ، وكذلك على الحلقات البطنية من الأولى إلى الثامنة (شكل ١٧ ــ ٣ د،هـ) . وكيفية قيام مفجرات البيض بوظائفها غير واضحة بالضبط ، ويعتقد (Jackson (1958 أنه فى جنس *Agabus* حيث تكون قشرة البيض ضعيفة تكون مفجرات البيض غير فعالة بها . وفى حالات أخرى تستخدم فى الضغط الداخلى على قشرة البيض إلى أن تتمكن من ثقبها ثم يحدث شق بواسطة حركات ضاغطة مناسبة بواسطة للرأس . وتستغل يرقات جنس *Dacus* (رتبة ذات الجناحين) خطاطيف الفم بطريقة مماثلة لمفجرات البيضة ، حيث

تكرر إبرازها إلى أن تتمكن من قطع قشرة البيض (D.T. Anderson, 1962) . ويستعمل النصل الرمحى فى حشرات *Polyplux* ، وكذلك الأشواك فى البق من جنس *Cimex* بنفس الأسلوب لإحداث قطع فى الغشاء المحى ، ثم يتم كسر قشرة البيضة نتيجة لقوة الدفع (Sikes and Wigglesworth, 1931) .



(شكل ١٧ ــ ٣) مفجر البيضة : ــأــ رأس العمر اليرقى الأول لبعوضة أيدس ب – رسم توضيحى لقطاع رأسى خلال (أ) حتى الخط س س . جـ – رأس الجنين لحشرة Rhinocons ، حيث يرى الجنين د – منظر ظهرى للحلقة البطنية الثامنة للعمر اليرقى الأول لحشرة Tenebrio هـ – شعرة ومفجرة البيضة مكبرة (عن مارشال ١٩٣٨ ، سوت وود ١٩٥٦ ، وفان إمدن ١٩٤٦) .

فى الحشرات التابعة لفصيلة *Acrididae* يوجد بمنطقة العنق منطقة غشائية رقيقة ، وتكون هذه المنطقة قابلة للتمدد من هذه الجهة نتيجة ضخ الدم بها . وتحدث هذه الانتفاضات العنقية الضغط على الجليد المصلى الذى يكون فى هذه الحشرات العائق الأساسى لعملية الفقس ، حيث يحدث تشقق بقشرة البيض كنتيجة انتفاخ الجنين أثناء نموه . كذلك فى هذه المجموعة من الحشرات ، وربما أيضاً فى رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة التى تمتاز بوجود طبقة سمكية من الجليد المصلى يساعد فى الفقس إفراز إنزيم بواسطة الأرجل البلورية التى تقوم بهضم طبقة الجليد المصلى الداخلى Serosal endocuticle .

وعند الفقس تلجأ يرقات حرشفية الأجنحة إلى قرض قشرة البيض بواسطة أجزاء الفم ، وبعد الفقس تستمر فى التغذية عليها ، ولايتبقى منها سوى الجزء القاعدى فقط . فى *Pieris brassicae* حيث يوضع البيض فى مجاميع قد تقوم اليرقة حديثة الفقس بقرض قمة البيض الذى لم يفقس والمجاور لها (David and gardiner, 1962) .

وعندما يتم وضع البيض داخل كيس بيض ، فينبغى على اليرقات حديثة الفقس أن تخرج منه بعد التحرر من قشرة البيض ، فمثلاً فى الصراصير من جنس *Blattaria* ينشق كيس البيض قبل الفقس بسبب انتفاخ البيض به لامتصاصه

الماء . وعند فقس بيض الجراد Acridids تتمكن اليرقات من التسلل خلال المادة الرغوية التى تكسو كتلة البيض ، وتكون اليرقات مغلفة بالجليد الجنينى . وفى هذه الحشرات تنمو العضلات الطولية الظهرية بصورة متخصصة لتسهل خروج الحشرات بدليل أنه ليس لهذه العضلات أى وظيفة بعد الفقس (Thomas 1954) ، كذلك يساعد الانتفاخ العنقى حركة اليرقات ، فأثناء اندفاع الرأس فى الشق الضيق يكون الانتفاخ منكمشاً ، ثم يتمدد ليعطى وسيلة يتمكن بواسطتها من سحب البطن . عند خروج اليرقات من البيض ، فتكون متجهة إلى أعلى ، ثم تتحرك على الخط الأقل مقاومة . وتخرج حشرات فرس النبى من كيس البيض بأسلوب مماثل .

١٧-٢ الإنسلاخ الوسطى Intermediate moult

فى الحشرات التى تقتنى جليداً جنينيا ينفصل هذا الجليد قبل الفقس بفترة قصيرة عن طبقة فوق الجليد التى توجد بأسفله ، ولكن لا يتم طرحه ، وبالتالى عند الفقس تعرف اليرقة بأنها فى العمر التمهيدى الأول Pharate first instar. انتزاع الجليد الجنينى أثناء الفقس أو بعده مباشرة ويطلق على هذا الانسلاخ الانسلاخ الوسطى intermediate moult ، فمثلاً عند فقس حوريات Cimex من البيضة تبتلع البقه كمية من الهواء وبواسطة عمليات ضخ الهواء يحدث شق الجليد الجنينى بمنطقة رأس الحورية ، وينزع الجليد باستمرار تحرر الحورية من البيضة ويلتصق هذا الجليد بقشرة البيض الفارغة (Silkes and wiggles worth 1931) وفى حشرات نصفية الأجنحة غير المتجانسة يشتبك الجليد الجنينى بالكوريون من الداخل .

ويتم الانسلاخ المتوسط فى Acridids بعد الفقس ، حيث يبدأ أثناء خروج الحوريات إلى أسطح التربة . وينشق هذا الجليد بفعل الانتفاخ العنقى .

النمو بعد الجنينى
POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

يقسم تاريخ حياة الحشرة إلى سلسلة من الأطوار ، يفصل بين كل طور وآخر انسلاخ . ويعرف الشكل الذى تتخذه الحشرة بين انسلاخين بالعمر instar . يعرف الشكل الذى يلى الانسلاخ المتوسط بالعمر الأول وبعده تنسلخ منه الحشرة إلى عمر ثان second instar ، وهكذا إلى أن تصل الحشرة إلى صورتها الكاملة ، وتعرف حينئذ بالطور اليافع أو الكامل imago or adult ، ولا تحدث انسلاخات فى هذا الطور إلا فى مجموعات نادرة من الحشرات .

١٧-٣ عدد الأعمار Number of instars

يزداد عدد الأعمار اليرقية عادة فى الحشرات البدائية عنها فى الحشرات الأكثر رقياً، فمثلاً تنسلخ حشرتا *Stenonema, Ephemera* من رتبة ذباب مايو Ephemeroptera ٣٠ و ٤٠ مرة على التوالى ، أما حشرات نصفية الأجنحة غير المتجانسة ، فلها خمسة أعمار يرقية عادة، وفى Nematocera توجد أربعة أعمار فقط . ويلاحظ كذلك أن حشرات المجموعة الواحدة قد تختلف فى عدد انسلاخاتها . وعدد الأعمار اليرقية التى يمر بها جنس معين غير ثابت دائماً .

ففي الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة ، حيث تكون الأنثى أكبر حجماً من الذكر يكون لديها عدد من الأعمار فى الانثى يزيد عن أعمار الذكر بواحد ، كذلك الحوريات الناشئة من بيض صغير الحجم عادة تنمو ببطء ، ولها عمر إضافى . فى جنس *Nomadocris* قد يوجد له ٦ أو ٧ أو حتى ٨ أعمار يرقية وفقاً لمعاملة الآباء (Albrecht 1955). فى جنس *Plusia* وبعض حشرات حرشفية الأجنحة قد تمر اليرقات المرباه فى صورة فردية فى ٥ ، ٦ أو ٧ أعمار ، فى حين أن اليرقات المرباة فى مجاميع لها خمسة أعمار فقط . (Long, 1953).

١٧-٤ أنواع التطور Types of development

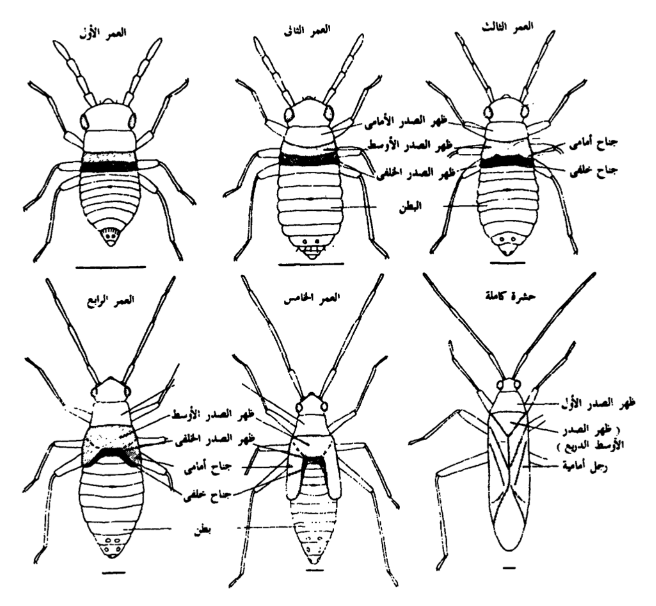
خلال مرحلة نمو اليرقات لا يصحب ذلك تغيرات من حيث الشكل ، فكل عمر يرقى يشبه العمر السابق له ، ولكن درجة التغير من المظهر اليرقى الأخير إلى الطور الكامل يختلف بدرجات متفاوتة . وقد يكون التغير واضحاً . ويطلق على هذا التغير بالتحول metamorphosis (Snodgrass 1954, Wigglesworth, 1965) . وقد يعبر عنه فسيولوجيا بأنه التغير الذى يصاحب الانسلاخ فى غياب هرمون الشباب .

وقد يستعمل لفظ التحول على جميع التغيرات التى تحدث فى حياة الحشرة من وقت خروجها من البيضة إلى أن تصل إلى الحشرة الكاملة (Imms, 1957)، ولكن من الأفضل ألا يستعمل هذا التفسير الواسع .

ويمكن تقسيم الحشرات إلى ثلاث مجاميع : حشرات عديمة التحول ametabolous ، نصفية التحول (أو ناقصة التحول) hemimetabolous ، أو تامة التحول holometabolous ، (شكل ١٧ - ٤) .

وفى الحشرات العديمة التحول تنشأ الحشرة الكاملة من النمو التدريجى للحشرة الصغيرة . ويعتبر النمو بدون تحول من سمات الحشرات العديمة الأجنحة Apterygota ، حيث تفقس البيضة إلى فرد شبيه للحشرة الكاملة فيما عدا فى صغر حجمها وعدم اكتمال نمو الأعضاء التناسلية بها . وبعد كل انسلاخ تكبر فى الحجم ، وكذلك تنمو الأعضاء التناسلية . ويلاحظ أن هذه الأفراد وحشراتها الكاملة تعيش فى نفس البيئة .

وفى الحشرات نصفية التحول (أو الناقصة التحول) تشبه الحوريات الحديثة الفقس الحشرات الكاملة إلى حد كبير ، إلا أنها تكون صغيرة الحجم ، إتغيب فيها الأجنحة والأعضاء التناسلية (شكل ١٧-٤)، وبالإضافة إلى ذلك قد تظهر بها بعض الظواهر المميزة لطور الحورية والتى لا تظهر فى الحشرة الكاملة . وبعد الانسلاخ الأخير تختفى هذه الظواهر . وتعتبر حشرات الرتب الاتية ذات تحول نصفى (أو ناقص) :- رتبة مستقيمة الأجنحة ، متجانسة الأجنحة ، نصفية الأجنحة المتجانسة، وغير المتجانسة . وأظهر النمو فى جنس *Dysdercus* أن هناك تغيراً تدريجياً أثناء نمو أعمار الحورية وتوقف حاد عن انسلاخ الحورية إلى حشرة كاملة لا يطبق هذا التوقف على المظاهر المميزة للحشرة الكاملة، مثل الأجنحة والأعضاء التناسلية، لكن على مظاهر أخرى لا تعتبر نموذجية للحشرة الكاملة (Blackith et al. 1963)

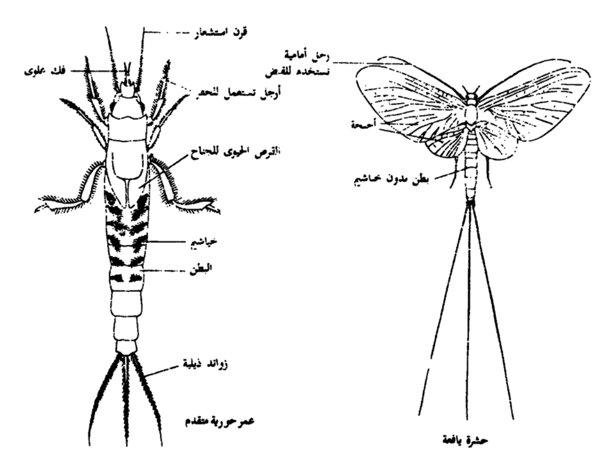


(شكل ١٧ – ٤) النمو للحورية فى حشرة ناقصة التطور . أعمار الحورية واليافعة لحشرة Gyllecris (مختلفة الأجنحة) . الخط الأول الموجود أسفل كل شكل يساوى ٥, جم (عن سوشارود ١٩٥٩)

إذاً يوجد دليل كمى للتحول ومن هذه التغيرات التى تحدث فى الحشرات من جنس Rhodnius فقد جليد الحورية ذى الثنايا النجمية الشكل ، والصفائح العديدة الحاملة للشعيرات ، واستبداله بجليد الحشرة الكاملة الذى تظهر به ثنايا مستعرضة ، وبه عدد قليل من الصفائح والشعيرات (Lawrence, 1966,. Locke 1959) .

فى الحشرات التابعة لرتب Plecoptera, Ephemeroptora Odonata تعيش حورياتها فى الماء . ويظهر التكيف لهذه المعيشة بوضوح فيها . إذاً هذه الأشكال تمر فى تحول واضح يتضمن فقد خياشيم تنفسية ، بالإضافة إلى بعض

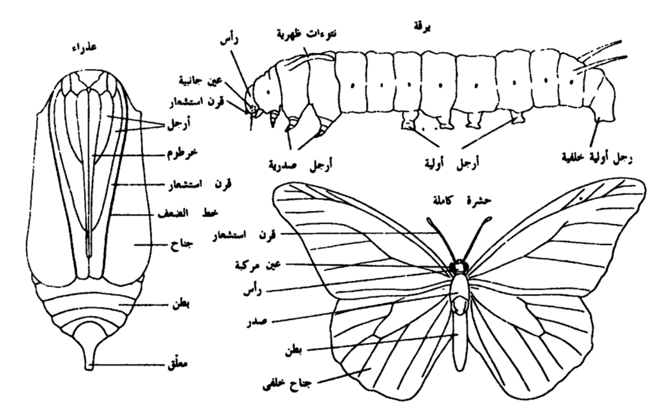
تغيرات أخرى (شكل ١٧ - ٥) ، ومع ذلك فشكل الجسم العام يشبه إلى حد كبير الطور اليافع ، وتعتبر هذه الحشرات ناقصة (نصفية) التحول .



(شكل ١٧ - ٥) عمر حورية متقدم والطور اليافع لحشرة **Ephemera** ، وهى حشرة ناقصة التطور يظهر بها السمات التى تلائم الحياة فى الماء وهذه السمات مرسومة بخط ثقيل (عن ميكان ١٩٦١ ، كيمنس ١٩٥٠) .

وأخيراً فى الحشرات تامة التحول ، تختلف اليرقات فيها تماماً عن الحشرة اليافعة. ويوجد طور عذرى يتوسط الطور اليرقى والطور اليافع (شكل ١٧-٦) . والعذراء طور مميز فى الحشرات تامة التحول . ويوجد هذا النوع من التحول فى رتب شبكية الأجنحة ، Trichoptera ؛ حرشفية الأجنحة ، غمدية الأجنحة ، غشائية الأجنحة ، ثنائية الأجنحة ، هدبية الأجنحة والذباب الأبيض وذكور الحشرات القشرية

يتعلق الفرق التاسع بين المظهر اليرقي واليافع باختلاف البيئة التى تعيش فيها الأطوار المختلفة . ويلاحظ أنه لا يوجد اختلاف أساسى فى كيفية التغير فى الحشرات ذات التحول النصفى أو التام ، حيث يشترك الاثنان فى غياب هرمون الشباب عند الانسلاخ .

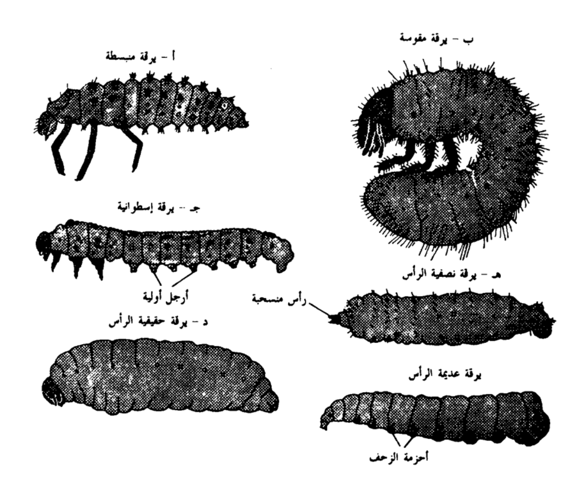


(شكل ١٧ - ٦) نمو حشرة تامة التطور من جنس **Danaus** تابعة لرتبة حرشفية الأجنحة. يرقة (منظر جانبي)، عذراء (منظر بطني)، حشرة كاملة (منظر ظهري) (عن أرتوهارت ١٩٦٠)

٢٠-٥ أنواع اليرقات Types of larvae

من الملائم لأسباب وصفية تقسيم الأطوار غير الكاملة إلى عدد من المجاميع تبعاً لأشكالها العامة فالأطوار غير الكاملة لحشرات نصفية التحول تشبه الحشرة اليافعة أو الكاملة إلى حد كبير ولذلك تسمى بالحوريات Nymphs للتميز بينها وبين يرقات الحشرات ذات التحول التام التي تختلف في الشكل تماماً عن الحشرة اليافعة والفرق الظاهر بين يرقات الحشرات نصفية التحول وتامة التحول هو كيفية نشوء الأجنحة. ففي الحالة الأولى تنشأ الأجنحة كبراعم خارجية تكبر تدريجياً مع كل انسلاخ، وأخيراً يكتمل نموها في الطور الحشري اليافع (شكل ١٧ - ٤). في الحالة الثانية تنشأ الأجنحة كانغمادات أسفل الجليد اليرق وبالتالي لا تظهر من السطح الخارجي، وعند انسلاخ اليرقة إلى طور العذراء تنقلب الانغمادات وتظهر للخارج (شكل ١٧ - ٦). وسوف نتجنب في سياق الشرح الحالي تحديد الطور غير الكامل إلى نوعين أي حوريات، أو يرقات على التوالي، لأن ذلك قد يشير إلى وجود اختلافات أساسية بينهما، وهذا غير صحيح.

وتتخذ يرقات الحشرات تامه التحول أشكالاً تامة التحول أشكالاً عديدة ، وأبسط هذه الأشكال هى اليرقات قليلة الأرجل oligopods (Chen, 1946) ، حيث يوجد بها ٣ أزواج من الأرجل ، وكبسولة الرأس بها كاملة النمو وأجزاء الفم بها تشبه مثيلتها فى الحشرة اليافعة ولكن تغيب فيها الأعين المركبة . وتتخذ اليرقات قليلة الأرجل شكلين : يرقات منبسطة Campodeiform ، حيث يكون بها الجليد متصلباً وجسمها مسطح من الجهة ظهر - بطنية ، وعادة تكون من الحشرات المفترسة وتظهر بأرجل طويلة ورأس بارزة ذات أجزاء فم أمامية . (شكل ١٧ ٧ أ) . الشكل الثانى هو اليرقات الجعالية أو المقوسة Scarabaeiform وتظهر بجسم ممتلىء ومنطقتى الصدر والبطن ضعيفة التصلب ، وبها أرجل قصيرة وتكون قليلة الحركة ، وعادة تنخر فى الخشب أو التربة . (شكل ١٧ - ٧ ب) . وتوجد اليرقات المنبسطة فى الحشرات التابعة لرتب شبكية الأجنحة ، و Trichoptera, Strepsiptera ، وبعض غمدية الأجنحة أما اليرقات المقوسة (جعال) ، فتوجد فى بعض حشرات غمدية الأجنحة خاصة حشرات الجعال التابعة لفوق فصيلة Scarabaeoidea



(شكل ١٧ ٧) أشكال اليرقات (عن بترسون ١٩٦٠ ، ١٩٦٢ ، هيوت ١٩٦٤)

ويوجد نوع ثان أساسى هى اليرقات عديدة الأرجل أو الإسطوانية Polypod larvae . وتكون درجة تصلب جدار الجسم بها ضعيف عادة وحركتها محددة حيث أنها تعيش فى مكان انتشار وتوافر غذائها (شكل ١٧ – ٧ جـ) .

توجد اليرقات عديدة الأرجل فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة و Mecoptera and Tenthredinidae

أما النوع الثالث ، فهى اليرقات عديمة الأرجل Apodous larvae ، حيث لا توجد بها أرجل والجليد بها ضعيف التصلب ويوجد فى هذا النوع عدة أشكال تقسم تبعاً لدرجة تصلب كبسولة الرأس .

(أ) حقيقية الرأس eucephalous ، حيث تكون كبسولة الرأس شديدة التصلب (شكل ١٧ -- ٧ د) ، كما فى Nematocera, Buprestidae, Cermbycidae, Aculeata

(ب) نصفية الرأس hemicephalous : وتكون كبسولة الرأس مضمحلة ، ويمكن سحبها بداخل الرأس ، كما فى Tipulidae, Brachycerea .

(جـ) عديمة الرأس acephalous :ـــ وتغيب فيها كبسولة الرأس (شكل ١٧ – ٧) كما فى Cyclorrhapha

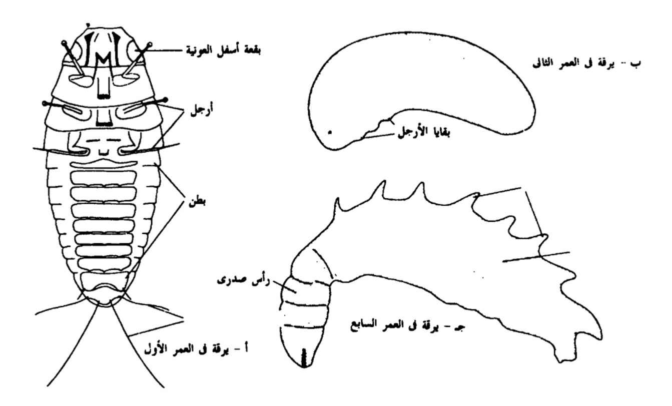
وفى الحشرات المتطفلة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة يفقس البيض عن يرقات تعرف باليرقات ذات الأرجل الأولية Protopods . وهذه تأخذ عدة أشكال ، وقد لا تشبه الحشرات العادية (شكل ١٧ – ٨) (Clausen, 1940) وتفقس هذه اليرقات من بيض به نسبة قليلة من المح . ويعتبر بعض الباحثين أن هذه اليرقات عبارة عن جنين مبكر النشوء (الفقس) (Chen, 1946) فى حين يعتقد البعض الآخر أن هذه اليرقات عبارة عن أشكال متخصصة مكيفة للمعيشة فى البيئة الشاذة التى توجد بها (Snodgrass 1954)

٢٠–٦ التحول غير المتجانس Heteromorphosis

يمر التطور أو النمو فى معظم الحشرات فى سلسلة من الأعمار اليرقية متماثلة فى الشكل إلى أن تدخل فى مرحلة التحول . وتختلف أحياناً الأعمار اليرقية المتتالية تماماً فى الشكل . ويطلق على التطور الذى يشتمل على أشكال مختلفة بالتحول غير متجانس Heteromorphosis .ويراعى أن هذا النوع من التحول قد يسمى أيضاً بفرط التحول Hypermetamorphosis

ويوجد التحول غير المتجانس فى الحشرات المفترسة والمتطفلة التى تغير من عاداتها خلال فترة النمو اليرقى . ويمكن تميز مجموعتين من هذا التحول . ففى حشرات المجموعة الأولى تضع بيضها فى العراء . وبعد الفقس تخرج اليرقات فى العمر الأول وتبحث عن عائلها ، أما حشرات المجموعة الثانية فتقوم بوضع البيض داخل أو على جسم العائل مباشرة .

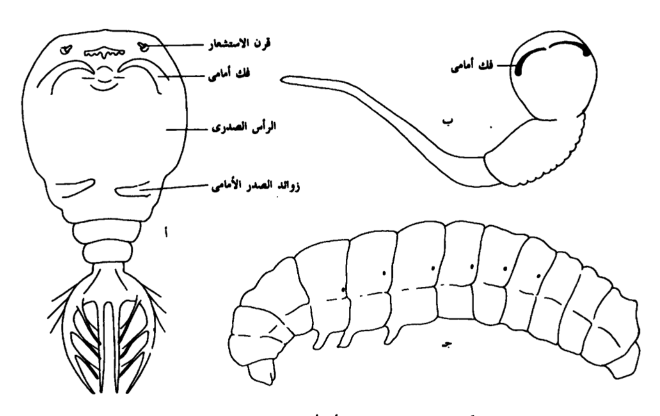
المجموعة الأولى : يرقات العمر الأول فيها نشطة قادرة على الحركة ، فمثلاً فى الحشرات التابعة Strepsiptera تكون اليرقات من النوع المنبسط ونعرف بالمثلثيات Tringulin (شكل ١٧ – ٨ أ) وتتعلق هذه اليرقات بجسم العائل إقترابه من أحد الزهور التى توجد بها وسريعاً تتحول اليرقات إلى طفيل داخلى وتفقد أرجلها تماماً . ويبدأ ظهور العديد من النتوءات الظهرية عليها التى تزيد من السطح المعرض للامتصاص . فيما بعد يظهر فى العمر اليرقى السادس أو السابع بهذه اليرقات المتطفلة منطقة رأس صدرية Cephalothorax (شكل ١٧ – ٨ ب ، أ جـ) .



(شكل ١٧ - ٨) التحول غير المتجانس . أعمار يرقية لحشرة Corioxenos (استربسبترا) أ - منظر للظهر للعمر اليرق الأول الحر المعيشة ، ب ، جـ أشكال جانبية ليرقات متطفلة متقدمة فى العمر (عن كلوش ١٩٤٠)

وبنفس الوسيلة تتحول يرقات العمر الأول النشطة إلى يرقات بير نشطة فى الأعمار المتطفلة التالية فى كل من الحشرات التابعة للفصائل للآتى :ــ Mantispipae (Neuroptera), Meloidae, (Coleoptera), Acreridae, Bombyliidae, Nemestrinidae (Dibtera), Perilampidae ,Eucharidae (Hymenoptera) Epipyropidae (Lepidoptera). (Clausen,) 1960, Snodgrees 1954,)

المجموعة الثانية وتتميز بنوع من التحول غير المتجانس وتوجد فى بعض الحشرات المتطفلة داخلياً من رتبة ثنائية ثنائية الأجنحة ورتبة غشائية الأجنحة ، فمثلاً اليرقات ى العمر الأول لحشرة Cryptochaetum (رتبة ثنائية الأجنحة) يظهر بها زوج من الزوائد الطرفية الإصبعية الشكل التى تتحول فى يرقات الأعمار التالية إلى زوائد تنفسية شديدة الطول، وتسبب تغيراً شديداً فى شكل اليرقة . ويظهر التحول غير المتجانس بوضوح جدا فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة التى يفقس فيها البيض عن يرقات عديمة الأرجل . فمثلاً فى Helorimorpha يظهر العمر اليرقى الأول فيها برأس كبيرة وجسم غير معقل وذيل مستدق الطرف (شكل ١٧-٩) . أما العمر اليرقى الثالث فيكون على نحو نموذجى لمعظم يرقات غشائية الأجنحة (شكل ١٧ - ٩ - جـ) . فى الحشرات التابعة لفصيلة Platygasteridae يظهر بيرقات العمر الأول منطقة رأس صدرية حاملة لبعض زوائد أثرية ، وجسم معقل ، وعدة زوائد ذيلية (شكل ١٧ - ٩ أ). بالإضافة إلى وجود أشواك متجهة للخلف على جليد العذراء وتساعد فى الحركة إلى الإمام .



(شكل ١٧-٩) يرقات لطفيل غشائى الأجنحة
أ - عمر يرق أول لحشرة Platygaster instricator
ب - عمر يرق أول لحشرة Helorimorpha
جـ - يرقة ناضجة لحشرة Helorimorpha (عن سنودجراس ١٩٥٤)

الفصـــل الثامـن عشـر

التحول

METAMORPHOSIS

تختلف مدى درجة التغير التى تتم عند تحول اليرقة إلى حشرة كاملة حسب درجة الاختلاف بين تركيب اليرقة والحشرة الكاملة . ففى حالة تشابه اليرقة والحشرة اليافعة يكون التحول بسيطاً.وفى حالة وجود اختلافات واضحة بين الطورين،فيوجد طور عذرى Pupa كمرحلة سابقة لطور الحشرة اليافعة .

فى الحشرات نصفية التحول يمكن تسمية العمر اليرقى الأخير بطور العذراء ، والتى تعتبر طوراً أساسياً لتحول اليرقات إلى الأشكال اليافعة وبذلك تسمح لليرقات بغزو بيئة جديدة . يحدث خلال مرحلة العذراء إعادة بناء للأنسجة متضمنة أساساً انقلاب ونشوء الأجنحة وتنمية عضلات الطيران ، نظراً لأن العذراء طور ساكن،فإنها لا تكون محصنة،ولذلك تتعذر معظم الحشرات فى خلايا محجبة أو بداخل شرنقة،وتلجأ إلى عدة وسائل للتحرر منها عند خروج الحشرة اليافعة . ويوجد عادة توافق زمنى لخروج الحشرات اليافعة الذى غالباً ما يتم أثناء الليل .

١٨-١ العذراء The pupa

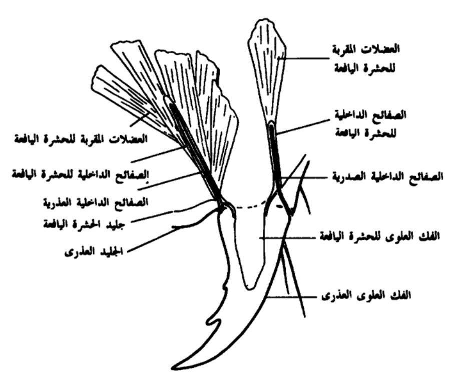
١٨-١-١ شكل العذراء

يظهر بالعذارى فى الحشرات تامة التطور جميع صفات الحشرة اليافعة،وبالتالى،فالعذراء تعتبر أقرب شبهاً بالطور اليافع عن طور اليرقة . وعند انسلاخ اليرقة إلى عذراء يتم إنقلاب الأجنحة وزوائد أخرى التى كانت تنمو داخلياً فى اليرقة للخارج وبالتالى تصبح ظاهرة خارجياً بالرغم من عدم فرد هذه الأعضاء فى الشكل النهائى (شكل ١٧-٩) . وفى بعض العذارى تكون الزوائد حرة على الجسم وتسمى فى هذه الحالة بالعذارى الحرة exarate ولكن فى حالات أخرى تلتصق الزوائد على الجسم بواسطة إفرازات يتم إفرازها عند انسلاخ اليرقة إلى عذراء ، وتسمى حينئذ بالعذارى المكبلة obtect . يلاحظ أن جدار الجسم يكون أكثر تصلباً فى العذارى المكبلة عنه فى العذارى الحرة .

بالإضافة إلى ذلك تتميز العذارى بوجود أو غياب الفكوك المفصلية ، ففى حالة وجود الفكوك المفصلية تعرف العذارى بذوات أجزاء الفم المتحرك decticous condition ويوجد بها وتداً هيكلياً Apodeme وينطبق بداخل الوتد الهيكلى فكوك الطور اليافع (شكل ١٨ – ١) ، وبالتالى يمكن تحريك الفكوك بواسطة العضلات الفكية للطور

اليافع التمهيدى .Pharate adult أما الحالة العكسية ، فهى العذارى ذوات أجزاء الفم غير المتحركة وتسمى غير متحركة الفكوك adecticous

وتكون العذارى ذوات أجزاء الفم المتحرك دائماً من النوع الحر . وتوجد فى حشرات رتب Trichoptere, Megaloptera, Neuroptera وكذلك فى بعض حشرات حرشفية الأجنحة . وأيضاً قد تكون بعض العذارى من ذوات أجزاء الفم غير المتحرك من النوع الحر كما فى الحشرات التى تتبع Cyclorrhaphe, Siphanobtera, ومعظم حشرات غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة . وفى حالات أخرى قد تكون العذارى من النوع المكبل ،. كما فى معظم حشرات حرشفية الأجنحة ، شبكية الأجنحة ، Nematocera, Brachycera, Staphylinidae وبعض Chrysomelidae ومعظم Chalcidoidae (شكل ١٨ - ١)



(شكل ١٨ - ١) رسم توضيحى لقطاع خلال الفك العلوى لعذراء متحركة الفكوك يوضح الصفائح الداخلية العذرية داخلة ، الصفائح الداخلية للحشرة اليافعة (عن هنتون ١٩٤٦)

طور ما قبل العذراء Prepupa : قد تسكن الحشرات وهى فى العمر اليرقى الأخير لمدة يومين أو ثلاثة أيام قبل تعذرها ، وفى كثير من الحالات تكون الحشرة أثناء تلك الفترة فى طور العذراء التمهيدية Pharate Pupa الذى يسمى بطور ما قبل العذراء Prepupa ، ولكن يراعى أنه لا يمثل طوراً مميزاً مورفولوجيا . ومع ذلك ففى الحشرات التابعة لرتبة هدبية الاجنحة Thysanoptera . وفى ذكور Coccidae توجد مرحلة مميزة تسمى بطور ما قبل العذراء ، حيث يمثله مظهر ساكن يلى الطور اليرقى ، ويعقبه مظهر ثان ساكن ، أى طور العذراء .

١٨-١-٢ حماية العذراء

معظم عذارى الحشرات تكون فى حالة ساكنة وبالتالى تمثل مرحلة غير محصنة وعرضة للخطر ، ولذلك تتعذر معظم الحشرات بداخل خلايا أو شرنقة توفر بواسطتها لنفسها وسيلة للوقاية ، فكثير من الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تبنى لنفسها خلية أسفل سطح التربة وتتعذر بداخلها ، وذلك بواسطة لصق جزئيات التربة بواسطة سائل تقوم بافرازه . فمثلا عند تعذر حشرات جنس Cerura (رتبة حرشفية الأجنحة) تقوم ببناء غرفة من أجزاء خشبية مكونة لنفسها طبقة مغلقة تتعذر بداخلها . وتتعذر بعض يرقات غمدية الأجنحة بداخل تجاويف الخشب الذى تنخر فيه . وتفرز يرقات أخرى خيوطاً تضم بواسطتها أ الفة من مواد معينة ، (كأوراق نبات مثلا) مكونة لنفسها غرفة تتعذر بداخلها ، فى حين أنه فى أجناس أخرى تبنى اليرقات شرنقة كاملة من إفرازات حريرية . وتنتج الحشرات التابعة Bombycoidae (رتبة حرشفية الأجنحة) الشرانق الحريرية وأما يرقات حشرات Cyclorrhaphous siphonoptera, Trichoptera, Hymenoptera من رتبة ثنائية الأجنحة ، فإنها تنتج تركيباً مميزاً من جليد العمر اليرق الأخير لحماية العذارى بداخله ، فيتم ترسيب جليد أولى Procuticle خلال فترة العمر اليرق الأخير وفى نهاية هذا العمر تلف اليرقة نفسها بداخله ، ويتصلب الجزء الخارجى للجليد ليكون تركيباً بيضاوياً صلباً . تنسلخ اليرقة بداخله إلى عذراء مع إحتفاظها بالجليد الخارجى الحديث التصلب ، مكونة تركيباً واقياً يعرف بالجليد العذرى Puparium . (شكل ١٨ - ٢ ج) . وبالسطح الداخلى للجليد المتصلب قد يلتصق غشاء رقيق يمثل الجزء الغير متصلب من الجليد اليرقى ومن جهة أخرى يعتقد بأن اليرقة تنسلخ انسلاخاً إضافياً بداخل الجليد العذرى لتتحول بعده إلى عذراء ، ويمثل هذا الغشاء الرقيق الجليد المنزوع لهذا الانسلاخ (Whitten, 1957)

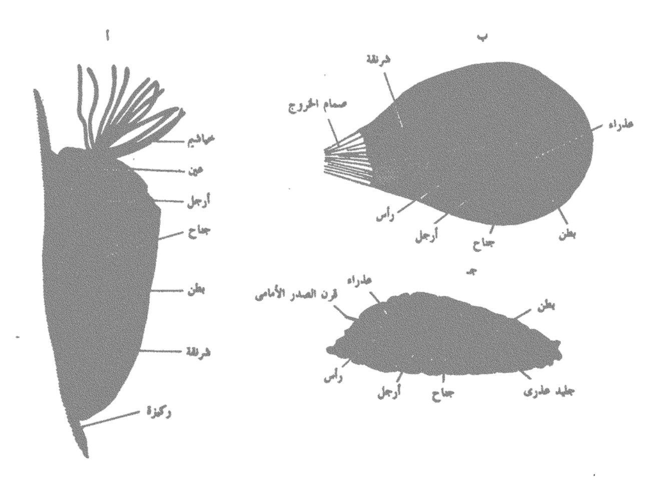
وللقليل من الحشرات نوع من العذارى غير المخصصة وهذه واضحة من الحشرات التابعة لفصيلتى Nymphaliae Pieridae ، حيث تتعلق العذارى من وسائد حريرية . هذه العذارى المكشوفة تكون مماثلة للون البيئة التى توجد بها فى حين أن أغلب العذارى الأخرى المحصنة تتخذ اللون البنى عادة أو لوناً فاتحاً .

١٨-١-٣ العوامل التى تتحكم فى التحول

تتحكم الهرمونات فى التحول إلى المظهر اليافع ولو أن النمو وهرمون الانسلاخ يجبران طبقة البشرة على أن تتخذ مظهر الطور اليافع، إلا أنها لا تتسبب فى تطور جزء معين من الجسم. وقد تظهر بعض درجات التمييز لأنسجةالطور اليافع فى الجنين .

توجد بعض الأدلة التى تشير إلى أنه يوجد فى الكثير من الأعضاء مركز تميز differentliation يتحكم فى تطور ونمو هذا العضو؛ فعلى سبيل المثال يظهر بقاعدة أرجل جنس Pieris جزء سميك كمساحة سريعة الانقسام الخلوى (شكل ٢٧١) وينتشر الإنقسام الغير مباشر من هذه الخلايا (kim, 1959) . كذلك تبدأ العين فى البعوض من جنس Aedes كتغليظ خلف منطقة العين التى ستتكون فى المستقبل،ومنها تنتشر موجة انقسامات غير مباشرة إلى الخارج ويكون التغليظ عبارة عن قرص بصرى optic placode ينمو فى مساحة سابق تحديدها فسيولوجيا.ويعتقد أن تطور القرص البصرى ينشأ عن طريق بعض العوامل التى تنتشر إلى الأمام من الجزء الخلفى فى حين أنه فى العمر اليرق الأخير تتميز وحدات بصرية ommatidium أيضاً تبدأ من خلف العين،وتنتشر إلى الأمام (R H White, 1961) . وكمثال

آخر يتحدد نموذج الجناح فى جنس Ephestia فى تنظيم مماثل قد يرجع أيضاً إلى إنتشار بعض العوامل من مركز التمييز الذى يوجد فى منتصف الجناح (Wigglesworth, 1965) .



(شكل ١٨-٢) شرانق حشرات شتى قطعت لتوضيح العذارى داخلها

١٨-٢ انطلاق الطور اليافع Adult emergence

تعرف عملية تحرر الحشرة الكاملة من جليد العذراء أو التحرر من حورية العمر الأخير فى حالة التحول النصفى بإنطلاق الطور اليافع Eclosion . فينشق الجليد المغلف فى منطقة الصدر على طول خط ضعيف يتخذ شكل حرف T فى العذراء . ولحدوث الشق فى الحشرة اليافعة تبتلع الحشرة الهواء لتزيد من حجمها،ثم تزيد من حجم منطقة الصدر عن طريق اندفاع الدم إلى الأمام من البطن أما فى حشرات رتبتى حرشفية الأجنحة ، وثنائية الأجنحة ، حيث توجد بها عذراء من النوع المكبل يكون الفم منغلقاً بواسطة صفيحة متصلبة قوية وبالتالى لا تستطيع الحشرة اليافعة امتصاص الهواء مباشرة بداخل قناتها الهضمية . وبالرغم من أن بعض الثغور التنفسية للطور اليافع التمهيدى

تتصل بالثغور التنفسية للعذراء إلا أن هذا الإتصال لا يوجد فى ثغور أخرى بل تفتح أسفل جليد العذراء . وبالتالى تتمكن الحشرة من ضخ هواء من خارج الجهاز القصبى إلى الفراغ بين جليد العذراء وجليد الحشرة اليافعة وتتمكن الحشرة من ابتلاع هذا الهواء لكى تزيد من حجم جسمها (Hinton, 1946) .

بعد شق الجليد تسحب الحشرة نفسها وتفرد أجنحتها باندفاع الدم خلالها . وفى كثير من الحشرات ، تعلق الحشرة اليافعة حديثة الانطلاق نفسها مقلوبة رأساً على عقب حيث تساعدها قوة الجاذبية على فرد الأجنحة .

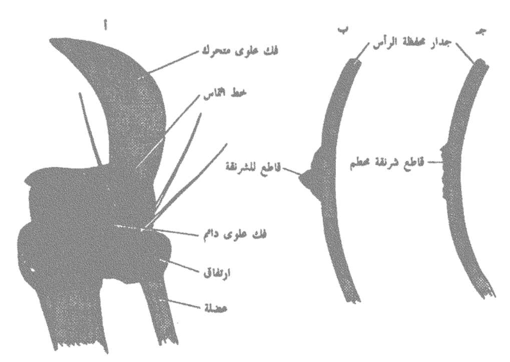
١٨ - ٢ - ١ الخروج من الشرنقة

فى حالة تغليف العذراء بخلية أو شرنقة يكون على الحشرة التحرر من هذه الأغلفة أيضاً . أحياناً يكون الطور اليافع التمهيدى قادر على درجة من الحركة تمكنه من الإنطلاق وهو مازال بداخل جليد العذراء ، وهذا هو الحال فى العذراى القاطعة أو ذات الفكوك المتحركة decticous pupae التى تستعمل الفكوك عن طريق حركة من عضلات الطور اليافع فى قطع الشرنقة . أحياناً كما فى حشرات رتبة Trichoptera تكون أجزاء فم الطور اليافع غير فعالة ، ولذا تكون الوظيفة الوحيدة للعضلات الفكية للطور اليافع هى تشغيل فكوك العذراء عند إنطلاق الطور اليافع وتنحل هذه الفكوك فيما بعد . وتتحرك العذراء بعيداً عن الشرنقة قبل انطلاق الطور اليافع ويساعدها فى ذلك وجود زوائد الجسم حرة بالإضافة إلى وجود أشواك متجه للخلف على جليد العذراء ، وتساعد فى الحركة إلى الأمام .

ولدى الحشرات التابعة Cyclorhapha تركيب خاص يسمى مثانة جبهية Ptilinum تسهل لها الأنطلاق من الجليد العذرى كذلك تساعد الحشرة فى الحفر لتصل إلى سطح الأنقاض التى تدفن بها العذارى . والمثانة الجبهية عبارة عن كيس غشائى يقلب عن طريق ضخ الدم به بواسطة انضغاط البطن ، بحيث إنها تضغط على الجليد العذرى الذى ينشق على طول خط ضعف ، وتكون المثانة الجبهية كاملة التركيب فى الحشرات التى تتبع Schizophora ولكنها توجد كتركيب أثرى فى حشرات فصيلة Syrphidae . وتختلف درجة تصلب جدار الجسم التى تتم فى هذه الحشرات قبل الخروج من الشرانق ففى بعض الحشرات يستمر الجليد لين إلى ما بعد انطلاق الطور اليافع ، وفى حشرات أخرى خاصة المتحركة منها يتصلب الجليد قبل الخروج من الشرنقة ، أى أن فى جنس Calliphora يتم تصلب الأرجل والأوتاد الهيكلية Apodeme وكذلك الشعيرات التى تحمى الجليد اللين وأيضاً بعض الأعضاء الخاصة مثل دبوس الاتزان وقرون الاستشعار والزوائد التناسلية الخارجية . أما باقى الجليد ، فإنه لا يتصلب إلا بعد أن يتم فرده عند تحرر الحشرة اليافعة (Cottrell,1964) فى حشرات رتبة حرشفية الأجنحة لا يفرد جسم الحشرة كثيراً بعد انطلاق الطور اليافع وبالتالى تكون درجة تصلب الجليد كثيفة قبل خروج الحشرة من الشرنقة إلا الجناح فيكون مطوياً .

وتنطلق بعض حشرات أخرى من العذراء وتتصلب بالكامل قبل الخروج من الشرنقة ، وقد توجد بعض الزوائد التى تساعدها فى ذلك . فمثلاً حشرات رتبة غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة لديها فكوك قوية تساعدها على قرض الشرنقة لتتخذ طريقها للخارج وفى بعض حشرات السوس من تحت فصيلة Otiochynchinae يحمل طرف الفك العلوى زائدة تعرف بالفك الكاذب False mandible (شكل ١٨ - ٣ أ) بواسطتها تتمكن الحشرة من الخروج من الشرنقة ، وفى معظم الأنواع تفقد هذه الزائدة فيما بعد . من ضمن فصيلة Cynipidae حشرات لا تتغذى فى الطور الكامل وتهرب هذه الحشرات من جسم العائل التى تتعذر اليرقات بداخله بواسطة الفكوك ، وتعتبر هذه الوظيفة الوحيدة للفكوك فى الحشرة الكاملة .

وفى البراغيث يتم تصلب اجليد الطور اليافع قبل خروجه من الشرنقة وقد تبقى هذه الحشرات بداخل الشرنقة لفترة بعد إنطلاق الطور اليافع . أما خروجها فيتم عادة نتيجة تنبيه أو إزعاج ميكانيكى. وفى بعض الأنواع يسهل الخروج من الشرنقة وجود قاطع شرنقة Cocoon cutter محمل على الجبهة . فى Trichopsylla يكون قاطع الشرنقة غشاء ساقطاً (شكل ١٨-٣ب ، جـ) . أما فى ذكور الحشرات التابعة Strepsiptera فتستعمل الفكوك فى إحداث قطع فى المنطقة الرأس صدرية للعمر اليرقى الأخير الذى تتعذر بداخله ، وذلك عن طريق إبراز المنطقة الرأس صدرية لهذه اليرقات خارج جليد العائل ليتسنى خروج الطور اليافع .



(شكل ١٨ - ٣) الفك الأيمن لحشرة Polydrons (غمدية الاجنحة) فى وقت الخروج من العذراء ب - جانب الرأس لحشرة Trichopsylla بعد فقدها لقاطع الشرنقة .

وفى أنواع العذراى غير القاطعة أو عديمة الفكوك adecticous توجد وسائل أخرى تستعمل للخروج من الشرنقة ، فمثلاً فى الحشرات التى تتبع Monotrysia، والحشرات البدائية من تحت رتبة Ditrysia وتتمكن العذراء من الاتجاه إلى الأمام بمساعدة الأشواك المتجهة إلى الخلف على الجسم فتأخذ العذراء طريقها خلال جدار الشرنقة نتيجة لوجود شفة مرتفعة أو خدبية على الرأس تعرف بقاطعة الشرنقة Cocoon cutter . ولا تتحرر العذراء كلياً من الشرنقة ولكن يبرز الجزء الأمامى إلى الخارج ويحتجز الجزء الخلفى عن طريق أشواك متجه إلى الأمام محملة على العقلة البطنية التاسعة أو العاشرة . ونتيجة لتثبيت جليد العذراء بهذه الوسيلة تتمكن الحشرة اليافعة من شد نفسها على البيئة التى تعيش عليها ويسهل عليها أن تسحب نفسها متحررة من جليد العذراء . وتوجد قواطع الشرنقة أيضاً فى الحشرات التى تتبع Nematocera ، ولكن غالباً توجد القواطع على هيئة تراكيب مركبة .

وفى كثير من الحشرات ذات العذارى غير القاطعة ينطلق الطور اليافع من العذراء وهو مازال داخل الشرنقة ، ويتحرر من الشرنقة فيما بعد وجليدها مازال ليناً وغير منفرد ، كما يحدث فى الحشرات الراقية التى تتبع Ditrysia حيث يسهل تحررها لدقة أغلفة الشرنقة أو بوجود صمام فى أحد أطرف الشرنقة من خلاله تستطيع الحشرة أن تأخذ طريقها للخارج ، فى حين أن هذا الصمام يمنع دخول حشرات أخرى ، وتعتبر جنس Saturnia من هذا النوع (شكل ١٨ - ٢ ب) ، أما فى حشرات فصيلة Megalopygidae فيوجد باب محور فى أحد أطراف الشرنقة . بعض حشرات رتبة حرشفية الاجنحة تفرز إفرازات تلين مادة الشرنقة ، فمثلاً حشرات جنس Cerura تخرج من الفم إفرازاً يحتوى على ايدروكسيد البوتاسيوم الذى يلين أحد أطراف الخلية المصنوعة من رقائق خشب ملتصقة . وبهذه الوسيلة تتمكن الحشرة من دفع طريقها إلى الخارج ، وهى محمية ببقايا جليد العذراء ،وديدان القز من جنس Bombyx تفرز انزيم Protease الذى يؤثر على مادة سريسين Sericin الحرير ، وكذلك تنتج قليل من حشرات Nactuidae إفرازات تلين الشرنقة .

القسم الرابع

الجليد والتنفس والإخراج

The cuticle, respiration and excretion

الفصل التاسع عشر
جدار الجسم
THE INTEGUMENT

جدار الجسم هو الطبقة الخارجية لجسم الحشرة ويتكون من البشرة epidermis (hypodermis)والجليد Cuticle ، ويعتبر جدار الجسم سمة من سمات مفصليات الأرجل ، ويعد إلى حد كبير مسئولاً عن نجاح الحشرات كحيوانات أرضية . ويوفر جدار الجسم الدعامة والحماية للحشرة وذلك لصلابته وتموجه فضلا عن أهميته الرئيسية فى الحد من فقد الماء من خلال سطح الجسم .

ويفرز جدار الجسم بواسطة خلايا البشرة epidermis والخلايا النبيذية oenocytes ، وهو يتكون من عدد من الطبقات لكل منها تركيبها الخاص .

ويكون جدار الجسم لينا مرنا فور إفرازه ، ولكن سرعان ما يتصلب سطحه الخارجى بعد عملية تسمى التصلب Sclerotisation أو الدبغ tanning ، والتى تتضمن انتاج روابط كيميائية تربط بين سلاسل البروتين التى تشكل الجليد . وهناك مركب هام فى تركيب الجليد وهو الكيتين chitin الذى يعمل كمقلف ، ويستوعب عند تكوينه كمية البروتين المستخدمة . ولا يتعرض الجليد بأكمله لعملية التصلب ، بل تظل الفواصل التى تقع بين الصفائح الصلبة مرنة لكى تتيح للحشرة حرية الحركة . وتتكون بعض هذه الفواصل من جليد مطاطى راتنجى خاص .

والجليد الصلب نفسه ليس مانعا لنفاذيه الماء ، بل تأتى المناعة ضد نفاذية الماء من طبقة رقيقةجدا من الجليد الخارجى Epicuticle المعقد التركيب والذى يفرز على السطح الخارجى للجليد .

وحيث أن الجليد الصلب ليس له قدرة على التمدد ليسمح بنمو جسم الحشرة ، لذا كان من الضرورى أن تتخلص الحشرة منه من آن لآخر ، وتستبدله بجليد آخر يسمح لجسمها بالنمو والتمدد ، وذلك عندما يكون مرنا فور افرازه وقبل تصلبه . وللاحتفاظ بأكبر قدر من المركبات الداخلة فى تركيب الجليد القديم تعمل الحشرة على تحليل وامتصاص الأجزاء غير المدبوغة منه ، وذلك بعد هضمها بواسطة سائل الانسلاخ . ويتم بناء الجليد الجديد ، ولو جزئيا على الأقل قبل نزع الجليد القديم ، وأول ما يتم بناؤه هى طبقة الجليد الخارجى التى تتولى حماية الجليد الجديد النامى من أن يهضم بواسطة سائل الانسلاخ ، ويتم افراز الطبقة الشمعية فى نفس الوقت الذى ينزع فيه الجليد القديم حتى لا يحدث فقد الماء من جسم الحشرة حتى فى هذا الظرف . ويتمزق الجليد القديم على طول خطوط

ضعيفة فيه عندما يتعرض للضغط التى تولده الحشرات عند نقاط معينة فيه ويتسبب هذا الضغط أيضا فى فرد وتمدد الجليد الجديد وتستطيع الحشرة إحداث هذا الضغط بعد ابتلاعها للهواء أو الماء ، وفى وجود عضلات خاصة تتحلل بعد إتمام الانسلاخ .

ويرتبط تاريخ حياة الحشرة كليا بدوره الانسلاخ ، وما تتضمنه من عمليات مختلفة يدخل فيها عدد من الهرمونات .

١٩-١ البشرة ومشتقاتها Epidermis and its derivatives

١٩-١-١ البشرة

تشكل البشرة الطبقة الخلوية الخارجية من جسم الحشرة ، وهى بسمك خلية واحدة ، وتتفلطح خلاياها بين دورات الانسلاخ حتى تصبح حدودها غير واضحة . وترتبط خلايا البشرة ببعضها بواسطة أغشية فاصلة رابطة عبارة عن صفائح متوازنة من خلايا البشرة وزوائد سيتوبلازمية طويلة تمتد داخل القنوات المسامية للجليد ، ولكن يتم سحب هذه الزوائد فورا عندما يكتمل بناء الجليد .

١٩-١-٢ الغدد

قد تتخصص بعض خلايا البشرة أعضاءً للحس أو غدداً . وتتركب غدد البشرة عادة من ثلاث خلايا هى : خلية مفرزة تكون أحياناً فى غاية الضخامة وزوج آخر من الخلايا تكونان قناة افرازية خلال البشرة وتمتد هذه القناة حتى سطح الجليد ومن المحتمل أن تمتد نهايتها حتى الجليد السطحى . ويتجمع إفراز الخلية المفرزة فى فجوة ويتم اخراجه إلى السطح أثناء تكوين الجليد ، حيث يُكَّون الأسمنت Cement وفى حالة حشرة رودينس (Heteroptera) Rhodnius يوجد نوعان من الغدد الجلدية تفرزان مركبات متنوعة من الأسمنت .

وفى جميع يرقات ثنائية الأجنحة توجد غدد حول ثغرية تحيط بالثغور التنفسية ، وهى عادة ما تتكون من خلايا منفردة ضخمة ذات قُنيات بين خلوية تفتح إلى الخارج بالقرب من حواف الثغور التنفسية وإفرازاتها الدائمة الاستدرار هى المسئولة عن خاصية عدم الابتلال التى يتميز بها الجليد المحيط بالثغور التنسية والتى تمنع الماء من دخول الجهاز القصبى .

٢٩-١-٣ الغشاء القاعدى

تستند خلايا البشرة إلى غشاء قاعدى ، وهو عبارة عن طبقة محببة غير متبلورة لا يزيد سمكها عن ٠,٥ ميكرون (Locke, 1964) ، وهو يشكل غشاء مستمرا . وعند نقاط اتصال العضلات به يلتحم بغلاف العضلة (شكل ٢٨٤) . وفى حالة يرقات حشرة كاليفورا Calliphora (ثنائية الاجنحة) وبعض الحشرات الأخرى توجد خلايا قصبية نجمية تستند إلى الغشاء القاعدى (wolfe, 1954a). وقبل الانسلاخ فى الرودنيس تتسبب الخلايا الدموية فى زيادة سمك الغشاء بتزويدها اياه بمركبات مخاطية عديدة التسكر .

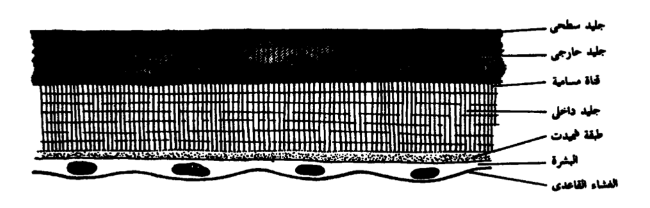
١٩-١-٤ الخلايا النبيذية

الخلايا النبيذية هى عادة خلايا ضخمة ، قطرها يزيد عن ١٠٠ ميكرونا ، توجد فى مجموعات على كلا جانبى كل حلقة بطنية . وفى حالة كل من ذباب مايو Ephemeroptera والرعاشات Odonata ومختلفة الأجنحة Heteroptera – من دون سائر الرتب تظل الخلايا النبيذية بجوار منابتها حيث تستقر بين قواعد خلايا البشرة والغشاء القاعدى ، وفى حالة كل من حرشفية الأجنحة Lepidoptera ومستقيمة الأجنحة Homoptera وغشائية الأجنحة Hymenoptera وبعض من ثنائيات الأجنحة Diptera ترى الخلايا النبيذية منغمرة ومطمورة فى الجسم الدهنى وقد يتم إنتاج هذه الخلايا بصفة مستمرة أو قد تتجدد مع كل انسلاخ ، أو كما هو الحال فى الحشرات كاملة التطور – قد تتكون فى الطور اليرقى،ثم يتجدد تكوينها فى الطور اليافع والخلايا النبيذية تمر فى دورات من النمو،حيث يرتبط هذا النمو فى الأطوار غير اليافعة بدورات الانسلاخ ، ومن المحتمل أن تكون لها علاقة بافراز ليبوبروتين الجليد السطحى وربما بتخليق الشمع كذلك .

١٩-٢ الجليد Cuticle

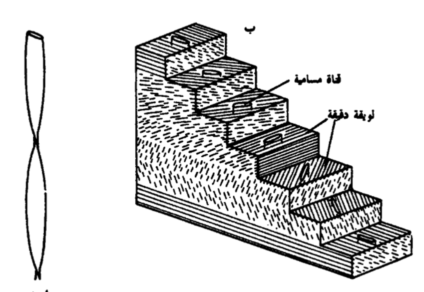
يعتبر الجليد من إفراز طبقة البشرة ، ويغطى الجليد السطح الخارجى للجسم فضلا عن تحديده للانغمادات الاكتودرمية مثل المعى الأمامى والمعى الخلفى والقصبات الهوائية . وهو يتميز إلى منطقتين رئيسيتين هما :

منطقة داخلية ويزيد سمكها على ٢٠٠ ميكرونا ، وهى تحتوى على الكيتين Chitin وتشكل الجزء الداخلى من الجليد ، ومنطقة خارجية رقيقة هى الجليد السطحى الذى لا يحتوى على الكيتين ولا يزيد سمكه عن ١:٤ ميكرونا ويسمى الجليد الكيتينى عقب افرازه ، بالجليد الأولى P rocuticle ، ولكن سرعان ما يتصلب أو يندفع الجزء الخارجى منه ويسمى عندئذ الجليد الخارجى exocuticle بينما يطلق على الجزء الداخلى غير المتميز منه الجليد الداخلى endocuticle (شكل ١٩-١) . وبين هاتين الطبقتين ، قد توجد منطقة من الجليد صلب ولكنه ليس قاتم اللون وتقبل الاصطباغ بصبغة الفوكسين بينما الجليد التام الاندماج لا يقبل الاصطباغ بهذه الصبغة ويطلق على هذه المنطقة الجليد الأوسط mesocuticle .



(شكل ١٩ – ١) رسم تخطيطى يمثل افراز الجليد تام التكوين والبشرة

وللجليد الداخلى تركيب صفائحى ناشىء عن انتشار لويفات دقيقة فى الجليد (انظر اسفل) . وتوجد هذه اللويفات الدقيقة موازية لبعضها البعض فى طبقات داخل مسطح الجليد،ثم تأخذ شكلا مروحيا عند كل من نهايتها الداخلية والخارجية،وذلك لكى تتداخل هذه النهايات فى كل طبقة مع مثيلاتها فى الطبقة التالية (شكل ١٩-٢أ) وهذا التنظيم يجعل الجليد صفائحى التركيب (شكل ١٩-٢ب) ويوجد بين الجليد الداخلى والبشرة طبقة غير متبلورة وبدون أى لويفات،ولكنها تصبح محببة بالقرب من البشرة (شكل ١٩-١)،ويطلق عليها طبقة شميدت Schmidt's layer أو تحت الجليد ومن المحتمل أنها تمثل الجليد الداخلى فى دور التكوين .



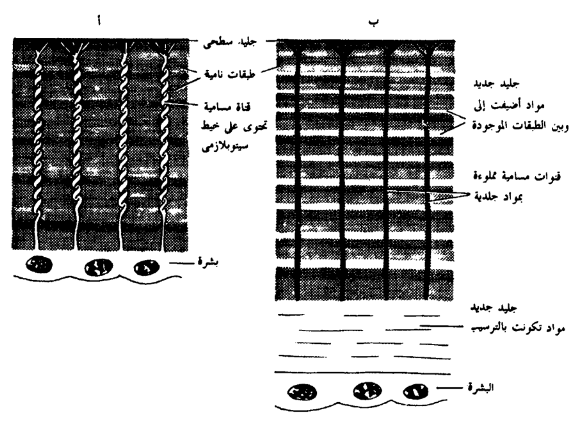
(شكل ١٩-٢) أرسم توضيحى يمثل قناة مساحية ملتوية -ب- رسم توضيحى لقطاع يمر فى حلقة جليدية تبين الألياف الدقيقة فى صفائح متتالية تسير فى اتجاهات شتى وقناة مساحية فى اتجاه مواز للويفات . (مأخوذ عن تركل واخرين سنة ١٩٦٩ .

١٩-٢-١ القنوات السامة

تمر خلايا الجليد قنوات مسامية غاية فى الدقة تسير بزوايا قائمة حتى السطح . وتمتد هذه القنوات من البشرة حتى الطبقات الداخلية من الجليد السطحى.وعادة ما تنشأ هذه القنوات لاحتواء البروزات السيتوبلازمية لخلايا البشرة وعلى أى حال فإن Locke (1964) يعتقد إنها عبارة عن خلويات إضافية بالرغم من احتوائها على خيوط مصدرها الخلايا التى قد تمتد حتى النهايات السطحية للقنوات وتبدو القنوات عادة،وكأنها ممرات حلزونية ، وربما كانت مرتبة بالتبادل مع الألياف فى صفائح الجليد المتتالية (Locke, 1960 ,1961) ولكن فى اليرقات المسنة لذباب اللحم (ثنائية الأجنحة)،فإن مثل هذه القنوات تصبح مستقيمة،وذلك بفعل الضغط الناشىء عن المركبات الجليدية الحديثة التى تتراكم بين الطبقات الأصلية (شكل ١٩-٣) (Dennel, 1980) ويتراوح قطر القنوات المسامية من نحو ميكرونا واحداً فى يرقات باب اللحم إلى ١٥, ميكرونا فى الصراصير . والأطراف النهائية للقنوات المسامية ربما تحتوى على الشمع ، وهذه تمتد فى شكل قنيات شمعية غاية فى الدقة تخترق طبقات الكيوتكيولين فى الجليد السطحى .

وفى حالة الجليد التام التكوين ، قد توجد القنوات المسامية فقط فى الأجزاء الخارجية،بينما تخلو الأجزاء الداخلية منها . وهذا ناشىء من ترسيب الجليد الداخلى بعد سحب الزوائد السيتوبلامية من القنوات ، وعليه تختفى هذه القنوات ، اذ بعد انسحاب الزوائد السيتوبلازمية تمتلىء القنوات فى الأجزاء الخارجية بالمركبات الجليدية (شكل ١٩-٣ب) .

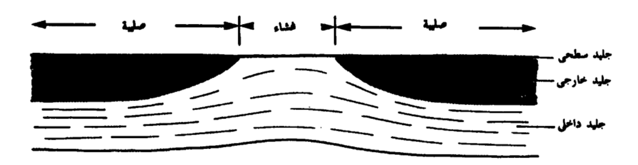
وتختص القنوات المسامية بنقل المركبات الجليدية من خلايا البشرة إلى السطح ، ولتسهيل هذه العمليات،فإنها تتواجد بأعداد ضخمة . ففى يرقات ذباب اللحم ، يوجد من ٥٠ إلى ٧٠ قناة فى مقابل كل خلايا البشرة ، وبهذا يوجد ١٥٠٠٠ قناة فى كل ملليمتر مربع.وفى الصرصور الأمريكى تبلغ كثافة القنوات المسامية ١,٢٠٠,٠٠٠ قناة فى كل ملليمتر مربع،ويعتقد Locke (1964) أن الزوائد داخل القنوات المسامية تربط الجليد بخلايا البشرة .



(شكل ١٩-٣) (أ) رسم تخطيطى لقطاع جليد ذبابة اللحم بعد الانسلاخ (ب) الجليد فى يرقة يافعة

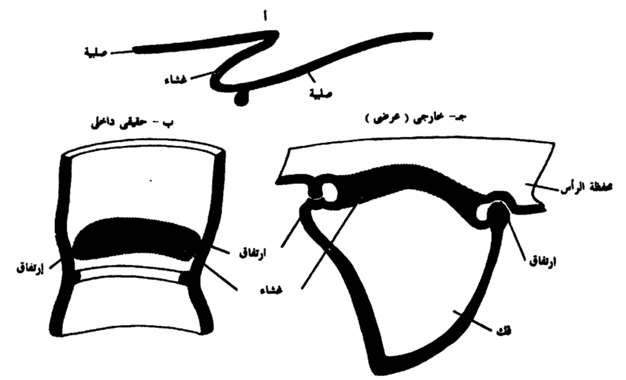
١٩-٢-٢ تحورات الجليد

لكى يكتسب الجليد قابلية للإنثناء ، حيث إن أجزاء خاصة منه فقط قد تميزت بجليد خارجى تام التكوين . وتسمى تلك الأجزاء بالصليبيات sclerites وهذه تتصل ببعضها فى مناطق يكون فيها الجليد غشائياً (شكل ١٩-٤). وتحدد مساحة الغشاء وطريقة الارتفاق لكل صليبتين متجاورتين مدى الحركة التى يمكن أن تحدث عند المفصل .



(شكل ١٩ - ٤) رسم تخطيطى لقطاع فى الجليد يبين مفصل غشائى قابل للإنثناء بين صلبيين متجاورتين .

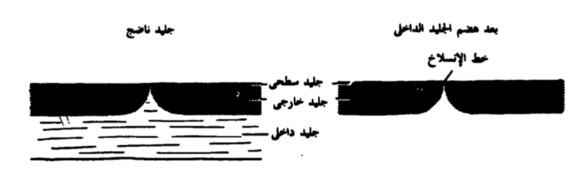
وفى بعض الأحيان - كما هو الحال بين حلقات البطن - يكون الغشاء متسعا ، حتى إنه لا يكون هناك نقطة للتلامس بين الصلبيات المتجاورة ، ولذا فإن الحركة لا تكون محدودة (شكل ١٩ - ٥ أ) وفى الكثير من الأحيان تتلامس الصلبيات مع بعضها لتكون ارتفاقاً حقيقياً (تمفصلاً حقيقياً) وتُسمى المفاصل هنا وحيدة الإرتفاق أو ثنائية الارتفاق لعدد الارتفاقات إذا كانت واحدة أو إثنتين . والتمفصل الوحيد ارتفاق كالموجود بين قرون



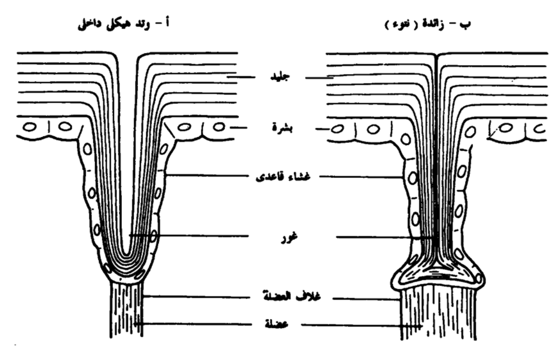
(شكل ١٩ - ٥) رسم توضيحى لانواع مختلفة من الارتفاق بين المناطق الصلبية
(أ) غشاء بين حلقى متسع وبدون أى أرتفاق بين الصلبيات
(ب) مفصل رجل وحيد الارتفاق ذو اتفاق داخلى (ضعيف)
(جـ) مفصل ثنائى الارتفاق بين الفك العلوى وصفيحة الرأس (تمفصل خارجى عرضى) حواف المناطق الصلبية ترى فى الرسم سوداء والاغشية تبدو مظللة
(عن سنود جراس ١٩٣٥)

الاستشعار والرأس يسمح بقدر كبير من الحركة ، بينما فى حالة التمفصل ثنائى الارتفاق كالموجود بين الكثير من مفاصل الأرجل ، لا يسمح إلا بحركات محدودة ، ولكنها حركات أكثر تحديداً ، وقد تقع مسطحات الارتفاق ضمن الغشاء بصفة دائمة كما هو الحال فى معظم مفاصل الأرجل ، أو للحظات كما هو الحال فى مفاصل الفكوك . (شكل ١٩ - ٥ ج)

وبعيداً عن المناطق الغشائية فإن الجليد الخارجى يكون غير موجود على طول خطوط الانسلاخ فى حالة يرقات الحشرات ناقصة التطور .وعادة يتركب .الجليد على طول هذه الخطوط من جليد داخلى غير متميز وجليد سطحى فقط (شكل ١٩ - ٦) ، وذلك لكى يشكل فى هذه الأماكن خطوط ضعيفة ينشق عندها الجليد عند الانسلاخ .



(شكل ١٩ - ٦) رسم تخطيطى لقطاع فى الجليد متعامد مع خط من خطوط الانسلاخ ، سائل الانسلاخ يهضم الجليد الداخلى ، ويترك الجليد متماسكاً مع بعضه بواسطة الجليد السطحى فقط مكوناً خط ضعيف .

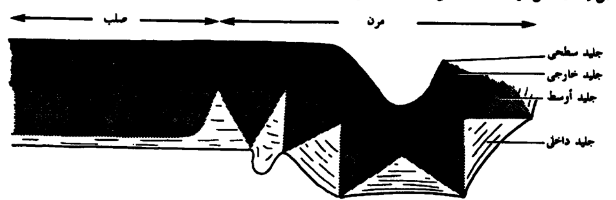


(شكل ١٩ - ٧) رسم توضيحى لغور (انخفاض) جليدى يشكل (أ) وتداً هيكلياً داخلياً (ب) نتوء (زائدة) عن Richards ,1951

وفى الكثير من يرقات الحشرات كاملة التطور ، يظل الجزء الأكبر من الجليد غير متميز (Dennell, 1946,Locke,1960, Way,1950) . وهذا يسهل عملية النمو، حيث أن الجليد غير المتميز يكون أكثر مرونة من الجليد المتصلب ،.وهو كذلك يسمح لبعض اليرقات بالزحف بطريقة تختلف عن حشراتها اليوافع ، ولكنها تلائم بعض الظروف المحيطة باليرقات وهذه لها أيضاً أهميتها فى الحفاظ على بعض المواد ويتم هضم معظم الجليد غير المتميز وإعادة إمتصاصه عند الانسلاخ ، بينما تفقد الأجزاء المتصلبة منه ، وعليه فإن الجليد غير المتصلب يكون اقتصاديا أكثر بالنسبة لليرقات عديدة الانسلاخ . وتنسلخ الكوللمبولا بصفة مستمرة حتى فى طورها اليافع ، وإنسلاخها حتى تنقذ ما يمكن إنقاذه من الجليد .

وتشكل أغوار (انخفاضات) وتغلظات الجليد الهيكل السياجى (الداخلى) . ويطلق على الأغوار الجوفاء المعدة للإلتحام بالروابط العضلية الأوتاد الهيكلية الداخلية apodemes ، بينما يطلق على التراكيب الصلبة الزوائد apophyses (شكل ١٩-٧) ولكن بالإضافة إلى الروابط العضلية،فإن الهيكل السياجى له أهميته الكبرى أيضاً فى حماية وتدعيم الأعضاء المختلفة،وعلى هذا النحو يعمل الهيكل الخيمى tentorium (شكل ١-٥) للرأس والأغوار التى توجد أحياناً تغطى العقد العصبية الصدرية .

ويوجد عند قواعد أجنحة الحشرات حرشفية الأجنحة أجزاء مغلظة،ولكنها مرنة . وفى هذه الحالة فإن الجليد الخارجى يكون أكثر مرونة عنه فى الأحوال الطبيعية ، وبالإضافة إلى ذلك،فإن الجليد الأوسط لا يكون متواصلاً ، بل إنه ليشكل أوتاداً تمتد داخل الجليد الداخلى حتى تسهل عملية الانثناء (شكل ١٩-٨) (Sharplin, 1963)



شكل (١٩-٨) رسم توضيحى لقطاع فى الجليد المرن الموجود عند قواعد أجنحة الحشرات الحرشفية الأجنحة (عن [redacted] 1969,

١٩-٣ الإنسلاخ وتكوين الجليد Moulting and cuticle formation

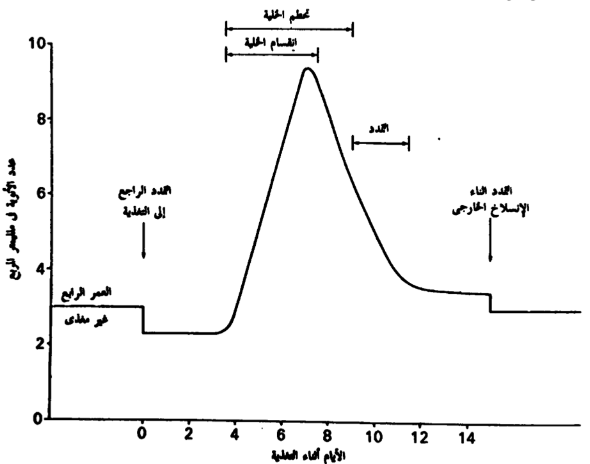
يحدد الجليد عملية نمو جسم الحشرة ، حيث لا يسمح إلا بقدر ضئيل من النمو لأن قدرته على التمدد محدودة ، ولهذا فإن لزيادة حجم الحشرة زيادة ملحوظة لابد من نزع الجليد واستبداله بآخر . ويطلق الانسلاخ على عملية نزع الجليد ، ولكن هذه العملية تشمل عمليتين متميزتين يمكن الفصل بينهما.

– العملية الأولى منهما تتضمن انفصال الجليد القديم عن خلايا البشرة ويُطلق عليها الانسلاخ الداخلى apolysis كما سماه Yenkinand Hinton ، ١٩٦٦م بينما يطلق البعض الآخر لفظ الانسلاخ moulting لتشمل هذه العملية وما بعدها أما العملية الثانية فتشمل نزع بقايا الجليد وتعرف بالانسلاخ الخارجى ecdysit

٢٩-٣-١ تغير البشرة

يستدل على بدء عمليات الانسلاخ عادة بتغير خلايا البشرة ، حيث إنها تنقسم إنقساماً غير مباشر وبهذا تصبح متزاحمة وتأخذ الشكل العمادى .

وبذلك يزيد عدد هذه الخلايا بالنسبة للوحدة المساحية من البشرة (شكل ١٩-٩) حتى إذا تفلطحت هذه الخلايا تسبب زيادة فى المساحة الكلية للبشرة وبالتالى تزيد مساحة الجليد . والزيادة فى الحجم لا تنشأ فى جميع الأحوال من انقسام الخلايا ، ففى يرقات السيكلورهافا من ثنائية الأجنحة مثلاً يجرى النمو ببطء وينشأ من ازدياد حجم الخلايا . وفى يرقات حشرة Lucilia من ثنائية الأجنحة تزيد مساحة الخلايا عشرين مرة بين الانسلاخين الأول والثالث .



(شكل ١٩-٩) التغير فى الكثافة النووية (كمؤشر لتكاثف الخلية وكبر حجمها فى النسيج الطلائى القصى لحشرة رودنيس – يؤدى التمدد وتحطم الخلايا إلى نقص الكثافة ، ويزيد انقسام الخلية من كثافتها فى هذه الحالة يتم التمدد قبل الإنسلاخ (عن لوك ١٩٦٤) .

۲۹-۳-۲ انفصال الجليد عن البشرة (الإنسلاخ الداخلى)

ربما كان من نتيجة تغير مظهر خلايا البشرة ، حدوث توتر فى أسطح هذه الخلايا يؤدى إلى انفصال الجليد عنها (شكل ۱۹-۱۰ ب) ومن ناحية أخرى ففى حالة حشرة Podura (Collembola)،فإن الغشاء البلازمى الخارجى لخلايا البشرة يكون جسيمات صغيرة تندفع للخارج وتنفصل عن الخلايا فى شكل فقاعات صغيرة تشبه الرغوة مما يؤدى لإنفصال الجليد عن خلايا البشرة (Nable-Nesbitt, 1963 c)

۱۹-۳-۳ هضم الجليد الداخلى القديم

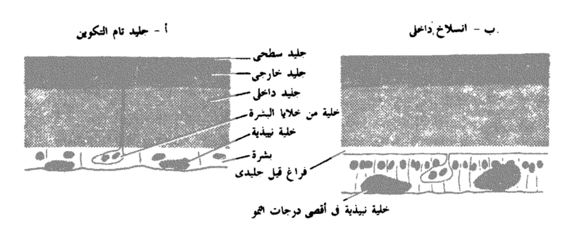
عند انفصال الجليد عن البشرة ، يفرز سائل الانسلاخ فى الفراغ الناشىء بينهما . وفى حشرة Podura يفرز هذا السائل على شكل حبيبات من خلال الشبكة الأندوبلازمية لخلايا البشرة فى نقاط معينة،ثم يتسرب هذا الإفراز من الغشاء البلازمى الخارجى ، تتجمع الحبيبات سالفة الذكر فى مجموعات وتدخل الفراغ تحت الجليدى فى شكل جسيمات حبيبية . ويستمر إفراز هذه الجسيمات،حتى تتكون طبقة الجليدين Cuticulin فى الجليد الجديد . وفى حالة عذارى حشرة Hyalophora حرشفية الأجنحة) يكون سائل الإنسلاخ فى هذا الوقت غرويا .

ويحتوى سائل الانسلاخ على إنزيمى البروتنيز والكيتينيز اللذين يقومان بهضم الجليد الداخلى ، ولو أن هذين الإنزيمين لايكونان فى حالة نشطة فور إفرازهما . ويتم إفراز الجليدين أولا ثم يليه إفراز سائل الإنسلاخ ثم يلى ذلك استئناف سائل الإنسلاخ لنشاطه (شكل ۱۹ — ۱۰ ج) . وهذا التتابع له أهميته العظمى وإلا قام سائل الإنسلاخ بهضم طبقات الجليد الحديثة التكوين فضلاً عن الجليد القديم .

ومن المحتمل أن تكون الخلايا النبيذية هى التى تقوم بإنتاج الجليدين ومن ثم ينقل إلى خلايا البشرة التى تفرزه إلى الخارج . وفى الصرصور الأمريكى (دكيتوبترا) يتم إفراز طبقة من البارافين الشديد المقاومة أولا (Dennelland Malek, 1955) بينما نجد فى حشرة رود نيس أن البوليفينول يمر من خلال القنوات المسامية إلى السطح الخارجى لطبقة الجليدين . ولا تكون هذه البوليفينولات طبقة مميزة ، ولكن من المؤكد إنها تمتزج بالجليدين (Dennel and Malek, 1955) وعند البداية تكون طبقة الجليدين ناعمة ولكنها سرعان ما تزيد فى مسطحها وهذا يؤدى إلى تشكلها بأشكال معقدة مثل دعاميات القصبات الهوائية . وعندما يكتمل تكون هذه الطبقة ، تبدأ خلايا البشرة وضع طبقة الجليد الداخلى أسفلها (شكل ۱۹-۱۰د) .

والميكانيكية التى تسبب نشاط الإنزيمات فى سائل الإنسلاخ غير معروفة ، ولكن فى حشرة Hyalophora قد تكون هذه العمليات مرتبطة بالاسكلروتين ، وتؤدى هذه العمليات إلى هضم الجليد الداخلى فى الجليد القديم جميعه فيما عدا طبقة رقيقة التى تتحور بطريقة ما وتتحول إلى غشاء الإنسلاخ (شكل ۱۹-۱۰د ، وانظر Locke ، ١٩٦٤) ولكن لا تأثر لهذه العمليات على الجليد الخارجى أو العضلات أو المحتويات القصبية للجليد القديم التى يجب أن تكون موجودة حتى تظل الحشرة قادرة على الحركة وتلقى التنبيه من البيئة المحيطة ، ولكنها

لاتلبث أن تتحطم فى النهاية عند الانسلاخ الخارجى بواسطة النشاط العضلى للحشرة . ويتم امتصاص نواتج هضم الجليد من خلايا جدار الجسم ، وبذلك يتم الاحتفاظ بأكثر من ٩٠٪ من المركبات المكونة للجليد بهذه الطريقة .



تكون طبقة جديدة من الجليد
د - جليد داخلى تعرض للهضم
جليد داخلى هضم جزئياً
سائل إنسلاخ نشط
سائل انسلاخ غير نشط
خط غشاء الانسلاخ
جليدين
جليد أول
خلية نبيذية مفرزة

هـ - سائل انسلاخ أعيد امتصاصه
و - بقايا جليد تم نزعه
جليد خارجى قديم
غشاء إنسلاخ
جليد أولى غير مميز

(شكل ١٩-١٠) رسم توضيحى يمثل التغيرات التى تحدث لجدار الجسم أثناء دورة الانسلاخ

وكنتيجة لنشاط سائل الانسلاخ تظهر على الجليد خطوط الإنسلاخ الخارجى (شكل ١٩-٦) . ويختلف موضع هذه الخطوط باختلاف الحشرات ، ولكن يوجد منها فى الجراد ما هو على شكل حرف Y على الرأس ويُسمَى الخط المنشطر وخط أوسط يوجد على الصدر .

١٩-٣-٤ افراز الشمع

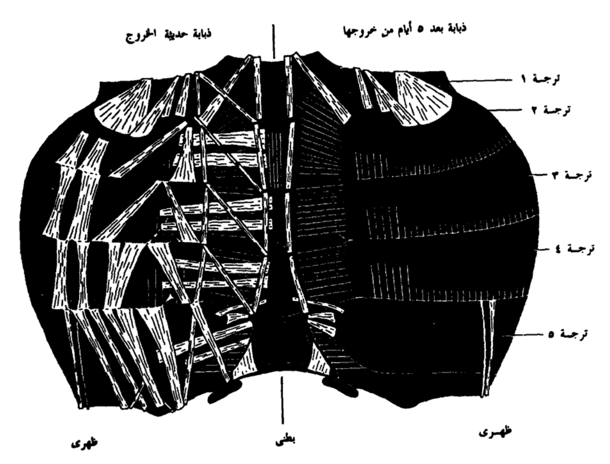
وبعد فترة قصيرة من الإنسلاخ ، يفرز الشمع على سطح الجليد الجديد . وبعد ذلك بقليل يتم إنتاج طبقة من الأسمنت بواسطة غدد البشرة ترسب فوق سطح طبقة الشمع .

١٩-٣-٥ الانسلاخ الخارجى

عندما يتم إعادة إمتصاص سائل الإنسلاخ ونواتج هضم الجليد القديم ، لا يتبقى من الجليد القديم سوى الجليد السطحى والجليد الخارجى اللذين ينفصلان تماماً من الجليد الجديد (شكل ١٩-١٠ هـ) ويتم الانسلاخ الخارجى عادة مباشرة بعد انتهاء عمليات هضم الجليد القديم،ولكن قد يستمر وجود الجليد القديم أحياناً لفترة ما وتُسمى الحشرة التى تكون موجودة بداخله عندئذ العمر التمهيدى Pharate insiar . وينشق الجليد القديم على طول خطوط الانسلاخ نتيجة للأنشطة العضلية للحشرة الموجودة بداخله وعادة ما تبتلع الحشرة الهواء أو الماء فتنتفخ قناتها الغذائية نتيجة لذلك مما يسبب زيادة فى ضغط الدم، ثم عن طريق النشاط العضلى يضخ الدم إلى جزء خاص من الجسم هو الصدر عادة فينشأ ضغط على الجليد القديم تجعله ينشق على طول خطوط الضّعْف . ومن المحتمل أن تكون عمليات الضخ هذه ناتجة من نشاط عضلات ضخ خاصة فمثلاً فى حالة حشرة رودنيس وجد أن عضلات البطن البين حلقية تنمو قبيل الإنسلاخ مباشرة ، حيث يستعمل أثناء الانسلاخ فى ضخ الدم إلى الأمام وذلك عن طريق تقليص البطن ثم تتحلل هذه العضلات فيما بعد لتنمو ثانياً قبل الانسلاخ . وهناك حالة مشابهة فى حشرة الذبابة الزرقاء Blow Fly حيث تظهر عضلات خاصة فى البطن فى خلال فترة خروج الحشرة من الجليد العذرى ويتمدد الجليد الجديد ثم تتحلل هذه العضلات بعد ذلك (شكل ١٩-١١).وتوجد عضلات مماثلة فى الحشرات حرشفية الأجنحة وفى مجموعات حشرية أخرى،وتعمل هذه العضلات عند إنقباضها على تقليل حجم فراغ البطن مما يدفع بالدم إلى الأمام .

والحشرات سيكلورهافا (من ثنائية الأجنحة) تعضيل خاص يُسمَى المثانة الجبهية Ptilinum وهى عبارة عن محفظة لها القدرة على الإنقلاب موجودة فى جبهة الرأس تساعد الحشرة على الخروج من الجلد العذرى . ولهذه المحفظة المقدرة على التمدد.فى حالة الحشرات الحديثة الخروج يدفع الدم إلى الرأس من الصدر ثم يدفع ثانيا إلى الخلف جهة الصدر بفعل العضلات . ويؤدى ضغط المثانة الجبهية إلى انشقاق الجليد العذرى عند قمة الرأس حيث يدفع هذا الجليدبعد ذلك فى التربة ، وتستعمل المثانة الجبهية كذلك فى حفر التربة حتى تستطيع الحشرة إيجاد مخرج لها إلى السطح . وطالما تصلب جسم الحشرة بعد ذلك فإن المثانة الجبهية تفقد قدرتها على الإنقلاب وتتحلل الفضلات المتصلة بها . ويمكن الإستدلال على مكانها فى الذبابة اليافعة بالدرز الجبهى المثانى . بعد انشقاق الجليد القديم تسحب الحشرة نفسها منه وعادة ما تبدأ بالرأس والصدر ويتبعها البطن والأطراف . وكثير من الحشرات تعلق أنفسها فى دعامة حتى يكون لها القدرة على الخروج من الجليد القديم بقوة التشبث،ويتم نزع جميع الأجزاء الجليدية

بما فيما الدعامات القصبية وجليد كل من المعى الأمامى والمعى الخلفى والهيكل الجمجمى الداخلى وبطانات القصيبات الهوائية فيما عدا الأجزاء الرهيفة منها ،والتى يمكن أن تتمزق ،ويطلق على الجليد القديم حينئذ جلد الإنسلاخ .



(شكل ١٩-١١) التعضيل البطنى فى ذبابة اللحم الحديثة الخروج (إلى اليسار) ، وفى ذبابة أخرى بعد ٥ أيام من خروجها (إلى اليمين) نزعت حلقات البطن على طول الخط الأوسط الظهرى ، لتصبح مسطحة ومرئية من الداخل (عن Cotterell ١٩٦٢-أ) .

وبعد الخروج مباشرة يستمر الجليد الجديد فى التمدد ،حيث يكون رخواً ولا يوفر للحشرة إلا دعامة بسيطة ، ومن المحتمل أن يعمل الدم عندئذ كهيكل دعامى،حيث يكون ضغطه مازال مرتفعا ،ويشكل فى هذه الحالة ٣٠٪ من وزن الجسم ،كما هو الحال فى حشرة Calliphora . وبعد تمدد الجليد الجديد ينخفض ضغط الدم حتى يصبح ١٠٪ من وزن الجسم . وقد تكون بعض أجزاء هيكل الجسم صلبة حتى قبل الانسلاخ . وعادة ما تكون هذه الأجزاء محصورة فى المخالب التى تستخدمها الحشرة فى التعلق والتشبث .

١٩-٣-٦ تمدد الجليد الجديد

بعد تخلص الحشرة من الجليد القديم الدبابة تقوم فوراً بمط ، الجليد الجديد قبل أن يتصلب وهذا يتطلب إعادة ابتلاعها للماء أو الهواء . ففى حالة ذبابة Blow Fly يضخ الهواء فى الأمعاء بواسطة العضلات البلعومية ، مما يؤدى إلى زيادة ضغط الدم زيادة ثابتة ، وفى نفس الوقت تؤدى الانقباضات المتتالية فى البطن والعضلات المثانية الجبهية إلى حدوث زيادات نابضة فى ضغط الدم . وتبعاً لذلك ، فإن الدم يندفع إلى الأجنحة ، ويؤدى إلى فردها ، فى نفس الوقت لايتسبب ضغط الدم المرتفع فى تمدد المناطق الغشائية الموجودة بين الصليبات ، لأن هذه الصليبات ترتبط بشدة بواسطة العضلات ونتيجة لذلك ، فإن هذه الصليبات تتعرض لقوة ضغط من داخل الجسم وبذلك تتمدد فى حدود ٣٠٪ . وبمجرد أن يبدأ تدبيغ الجليد ، فإنه يستحيل بعدئذ إحداث أى تمدد فى الجليد .

وفى حالة الحشرات حرشفية الأجنحة يتم تمديد الجليد بطريقة مشابهة ، ولكن بلع الهواء لزيادة ضغط الدم يكون أقل أهمية .

وتتوقف درجة تمديد الجليد بعد خروج الحشرة على درجة الحرارة الكائنة فى ذلك الوقت ، ففى بعوضة الأيبدس يزيد طول الأجنحة زيادة طفيفة فى الحشرات التى تخرج تحت درجات حرارة منخفضة عنها فى حالة درجات الحرارة المرتفعة . وربما يرجع ذلك إلى أن تدبيغ الجليد يكون بطيئاً فى حالة درجات الحرارة المنخفضة ، مما يعطى الأجنحة فترة أطول لتتمدد فيها (Vanden Henvel, 1963)

الفصل العشـرون

الجهـــاز القصــبى والتنفــسى فى الحشـــرات الأرضــية

THE TRACHEAL SYSTEM AND RESPIRATION IN TERRESTRIAL INSECTS

يتم تبادل الغازات فى الحشرات من خلال تنظيم من الأنابيب الداخلية فى القصبات الهوائية والتى تمتد فريعاتها الدقيقة إلى جميع أجزاء الجسم وربما تتخلل خلايا الألياف العضلية وعليه فإنه يتم نقل الأكسجين مباشرة إلى أماكن استعماله دون أن يكون للدم أى وظيفة فى نقل الغازات . وتفتح القصبات الهوائية إلى الخارج بواسطة ثقوب حلقية هى الثغور والتى عادة ما يكون لها آلية للإغلاق تجعل فقد الماء من أسطح الجهاز التنفسى فى حدوده الدنيا . وطبقاً لذلك فإن الثغور تفتح فى وجود أقل قدر من الأكسجين بالخارج أو لأقصى تركيز من غاز ثانى أكسيد الكربون داخل الأنسجة، وإنتشار الغازات الطبيعى يفى بحاجة أنسجة الحشرة فى حالة الراحة، ولكن فى حالة الحشرات الضخمة أو أثناء النشاط فإن متطلبات الحشرة من الأكسجين تكون أعظم وللوفاء بهذه المتطلبات تلجأ الحشرة إلى ضخ الهواء لداخل أو لخارج الجهاز القصبى بواسطة تمديد الأكياس الهوائية أو الأجزاء المتسعة من القصبات الهوائية والتى يمكن تغيير سعتها عن طريق تغيير حركات الجسم وهذه الحركات تقع تحت سيطرة الجهاز العصبى المركزى .

وفى بعض الحشرات التى لا تحتاج إلا إلى القليل من الأكسجين يتم فتح الثغور بطريقة تسمح بدخول الأكسجين، ولكنها تمنع خروج الماء وثانى أكسيد الكربون إلا فى صورة طلقات وفى أوقات معينة ،ويعتبر هذا كآلية للحفاظ على الماء. وفى بعض الحشرات التى تعيش فى بيئات رطبة، وحيث لا يعتبر حفظ الماء مشكلة لها أهميتها ويتم تبادل الغازات عن طريق الجليد .

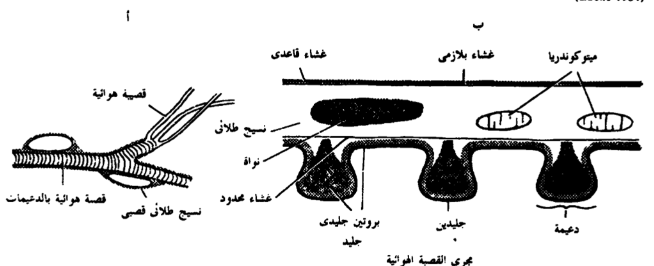
٢٠-١ الجهاز القصبى The tracheal system

٢٠-١-١ القصبات الهوائية

القصبات الهوائية هى أضخم الأنابيب المكونة للجهاز القصبى وهى تمتد من الثغور إلى الداخل، وعادة ما تتفرع إلى فريعات أدق فأدق، حتى ليصل قطرها إلى ٢ ميكرون . وتنشأ القصبات الهوائية من إنغمادات الجليد الخارجى

ولهذا فإنها مبطنة بدعامة جليدية هى امتداد لبقايا الجليد (شكل ٢٠-١) . ويمتد بداخل كل أنبوبة تغليظ من البطانة على هيئة تغليظ لولبى،وكل حلقة من هذا اللولب تسمى دعيمة *taenidium* وتمنع الدعيمات انطباق القصبات الهوائية عند تعرضها لضغط ما . وتتركب البطانة من طبقة الجليدين التى من المحتمل أن يكون مغطى بالشمع من جهة فراغ الأنبوبة وبطبقة من البروتين/ جليدين من جهته الخارجية .

وخييطات هذه الطبقة تكون موجهة بإحكام شديد يجعل الدعيمات تمتد حول القصبة الهوائية وتمنع انطباقها بينما تكون الدعيمات فيما بينها متوازية مع المحور الطولى للقصبة الهوائية،وهى بهذا لها فائدة فى منع التوتر الزائد للقصبة (Locke 1964)



(شكل ٢٠-١-أ) جزء صغير من الجهاز القصبى ترى فيه القصيبات الهوائية والتغليظات الدعامية والقصبات الهوائية (عن ويجلسورث ١٩٥٤ .)
ب - قطاع طولى فى جدار قصبة هوائية . يرى فراغ الجسم إلى أعلى . ومجرى القصبة إلى أسفل .

٢٠-١-٢ الأكياس الهوائية

فى بعض الأماكن تتمدد القصبات الهوائية لتكون أكياساً هوائية رقيقة الجدر (٢٠-٧) حيث تختفى الدعيمات أو تكون ضعيفة التكوين،وأحياناً تكون غير منتظمة،وتبعاً لذلك فإن الأكياس الهوائية تكون معرضة للانطباق تحت أى ضغط،وبذلك تلعب دوراً فى غاية الأهمية فى تهوية الجهاز القصبى،هذا عدا وظائف أخرى سيأتى ذكرها فيما بعد .

٢٠-١-٣ القصبات الهوائية

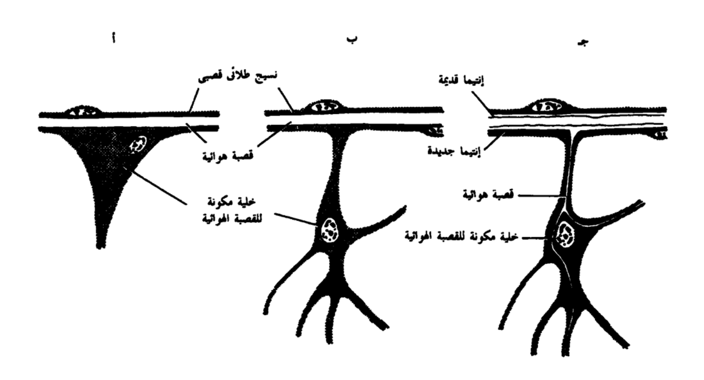
تتفرغ القصبات الهوائية إلى فريعات أدق وذلك على مدى طولها وفى نقاط منها وخصوصاً عند نهاياتها وليست هناك فروقاً جذرية بين القصبات والقصيبات إلا أن الأخيرة دائماً ما تتداخل مع الخلايا كما تحتفظ ببطانتها الجليدية أثناء الإنسلاخ بخلاف القصبات الهوائية.ويبلغ قطر القصيبات الهوائية نحواً ميكروناً وتضيق فى نهايتها حتى تصل إلى نحو ١, ميكرونا وتدخل نهاياتها فى خلايا تسمى خلايا نهاية القصيبات (شكل ٢٠-٢)،ويبلغ سمك بطانة

القصيبات نحو ١٦ إلى ٢٠ ملليمكروناً وتنتهى بحواف دعامية، ولكنها ليست شبيهة بدعيمات القصيبات الهوائية فهذه الحواف الدعامية ليس لها قواعد من الكيتين/ بروتين وترتكز بطائن القصيبات على غشاء قد يكون غائرا حتى يصل إلى الغشاء البلازمى، وإلى الخارج منه يوجد السيتوبلازم والغشاء البلازمى الخاص بالخلايا المكونة للقصيبات .

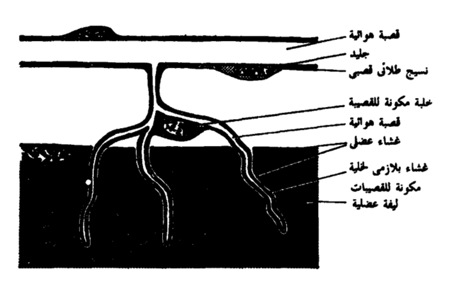
. وترتبط القصيبات ارتباطاً وثيقاً بالأنسجة واللويفات العضلية حتى إنها لتصل إلى الغشاء البلازمى للعضلات وتخترق بعمق حتى تصل إلى الليفة (شكل ٢٠-٣)، ولكن المرجح أنها لا يمكن أن تتخلل أبداً خلايا الألياف العضلية تخللاً حقيقياً والأطراف النهائية للقصيبات تكون مسدودة (غير مفتوحة) أو قد تتشابك مع بعضها البعض .

وبالعودة إلى الخنافس بتضح أن الجليد العلوى للبطن تحميه الأغماد حيث إنه رقيق للغاية، ولكن الجليد المغطى للسطح السفلى للبطن والمعرض للصدمات والإحتكاك بالمهاد يكون فى غاية السمك، وتحمى البطانة الجليدية للمعى الخلفى والنسيج الطلائى بهذا المعى من الاحتكاك بالطعام، بينما تفيد طبقة الشمع فائدة عظمى فى تقليل فقد الماء عن طريق الجسم .

وفى النهاية فإن هناك أجزاء من الجليد قد تحورت لتكون أعضاء للحس، والتركيب الطبيعى للجليد له أحياناً أهميته فى انتاج اللون .



(شكل ٢٠-٢) تمد قصبة هوائية أ - خلية مكونة للقصبية نمت من خلية قصيبية طلائية - ب - قصبة نمت من خلية مكونة للقصيبات وتتصل بقصبة هوائية أثناء الإنسلاخ .



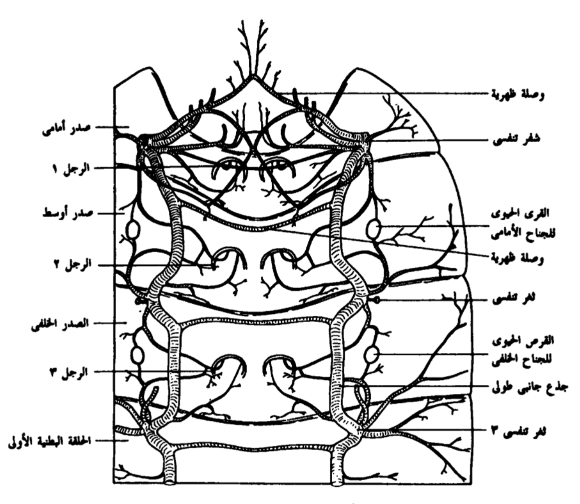
(شكل ٢٠-٣) رسم توضيحى للقصيبات المسايرة لغشاء ليفة قصبية لتصبح فى الجهاز مندغمة فى خلايا القصبة .

٢٠-١-٤ توزيع الجهاز القصبى

يبدأ الجهاز القصبى خارجياً من الثغور ، وفى كثير من الحشرات عديمة الأجنحة وغيرها من لبزماتدي Lepismatidae تمتد قصبة هوائية من كل ثغر تنفسى متفرع إلى مجموعة من الفروع لا ترتبط ببعضها،وفى غالبية الحشرات تشكل القصبات الهوائية التى تمتد من الثغور المتجاورة جذوعاً طولية تسير بطول الجسم (شكل ٢٠-٤) . وعادة ما يوجد جزع جانبى على كل جانب من جانبى الجسم،وهذان الجذعان هما فى الغالب من أضخم القصبات الهوائية،ولربما وجد أيضاً جذوع طولية ظهرية وبطنية (شكل ٢٠-٥).وترتبط القصبات الجانبية الموجودة على كلا جانبى الجسم مع بعضها بواسطة وصلات عرضية بينما تمتد الفروع الأصغر لتصل إلى الأنسجة المختلفة،ثم تتفرع إلى فريعات أصغر فأصغر لتكون القصيبات الهوائية التى تتصل بالخلايا .

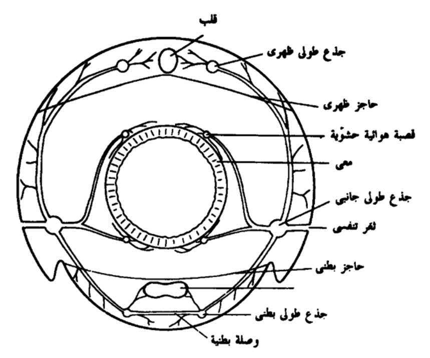
ويختلف تنظيم الجهاز القصبى فى الحشرات المختلفة،ولكن بصفة عامة فإن الفريعات القصبية التى تمتد إلى القلب والعضلات الظهرية تكون متفرعة من الجذوع الظهرية وتأتى الفريعات التى تغذى كل من القناة الغذائية والغدد والأرجل والأجنحة من الجذوع الجانبية وتلك التى تغذى الجهاز العصبى المركزى من الجذوع البطنية أو الوصلات العرضية وتستمد الرأس الهواء من الثغر (١) من خلال فرعين رئيسين قصبيين على كل جانب يتصلان بقرون الإستشعار والأعين والمخ،وتُغذى أجزاء الفم وعضلاته من فرع بطنى،وفى الجراد الصحراوى على الأقل ينعزل الجهاز القصبى فى الرأس إلى حد كبير عن الجهاز القصبى مع باق أجزاء الجسم بواسطة ثقب صغير مكون من تشابك بعض الأنابيب وإنطباق بعضها الآخر (شكل ٢٠-٦)وذلك يؤمن إمداد المخ وأعضاء الحس الأساسية باحتياجاتها من الهواء مباشرة،وحيث إن الجذع التنفسى الواصل للرأس يغذى أيضاً العقد العصبية الصدرية،فإن الأخيرة تحصل على إمداد وفير من الهواء كذلك والجهاز القصبى فى الصدر الجناحى للجراد الصحراوى معزول بنفس الطريقة (شكل ٢٠-٧).وبالإضافة إلى ذلك،فإن الجهاز القصبى فى كل جانب من هذا الصدر معزول عن

جهاز الجانب الآخر ، وهذا يضمن إمداد العضلات بفيض جيد من الهواء أثناء الطيران بل هو كذلك يمنع ثانى أكسيد الكربون الناتج من النشاط العضلى من أن يتوزع توزعاً عاماً خلال الجسم ويحول دون إفتقار الأنسجة الأخرى للأكسجين إذا ما استهلكت العضلات منه قدراً كبيراً .

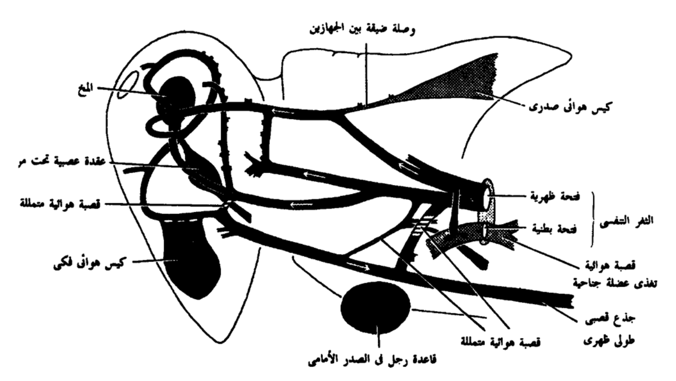


(شكل ٢٠-٤) تقصيب الصدر والحلقة البطنية الأولى منظر ظهرى (عن سنودجراس ١٩٣٥)

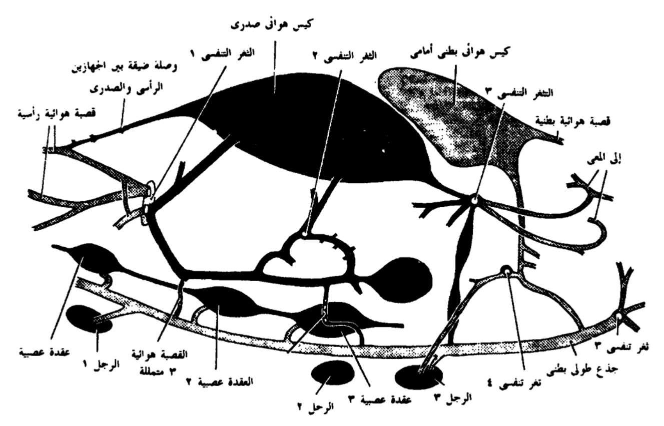
والقصيبات الهوائية التى تغذى عضلات الطيران تنتظم فى نظام واحد فى سائر الحشرات الضخمة . فكل عضلة تغذى بصفة رئيسية من جذع قصبى كبير، أو من كيس هوائى يسير بمحاذات أو إلى داخل العضلة، فإذا كان مصدر التغذية الرئيسى هو قصبة هوائية، فإنها تتسع إلى كيس هوائى أسفل العضلة (شكل ٢٠-٨)، ومن المصدر الرئيسى تنشأ فروع قصبية صغيرة على مسافات منتظمة وبزوايا قائمة وتسير فى العضلة، وتلك هى التى يتشكل منها المصدر الثانوى للتغذية بالهواء، وعادة ما تكون بيضية تقريباً، وتسمح بقدر من المرونة، وتستدق بانتظام حتى نهايتها الطرفية . وتتفرع من هذه الفروع فريعات أصغر فأصغر داخل العضلات، وفى حالة الرعاشات تسير الفروع القصبية الطرفية بمحاذاة الألياف العضلية وفيما بينها، ولكن فى حالة عضلات الطيران ذوات اللويفات العضلية المتكاثفة، فإن هذه



(شكل ٢٠-٥) رسم توضيحى لقطاع عرضى فى البطن لإحدى مفصليات الأرجل يرى فيه القصبة الهوائية الرئيسية والجذوع الرئيسية (عن سنودجراس ١٩٣٥)



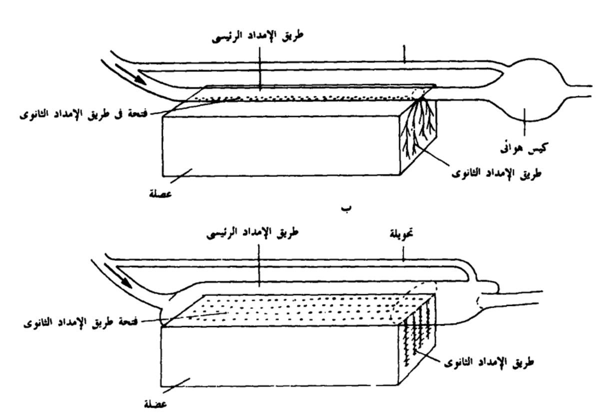
(شكل ٢٠-٦) رسم توضيحى للقصبة الهوائية الرئيسية فى رأس الجراد الصحراوى تشير الأسهم إلى الإتجاه المحتمل لتيار الهواء الناتج عن التهوية البطنية (عن ملز ١٩٦٠أ) .



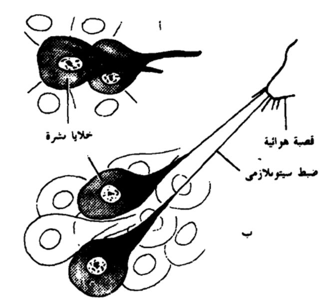
شكل (٢٠-٧) رسم توضيحى للجهاز القصبى فى الصدر الجناحى للجراد الصحراوى (عن ملز ١٩٦٠ جـ)

القصبيات تحاذى الأغشية الليفية وتعمل من داخلها (شكل ٢٠-٣).وإلى حد ما تدل وفرة القصبيات الهوائية وتشعبها على مدى حاجة الأنسجة المختلفة للأكسجين.وبمجرد حدوث تلف فى البشرة تقوم خلايا البشرة بإنتاج خيوط سيتوبلازمية فى اتجاه أقرب قصبة هوائية وتلتصق بها التصاقاً دقيقاً،وقد يصل طول هذه الخيوط إلى نحو ١٥٠ ميكروناً،ثم تنقبض هذه الخيوط وتجذب هذه القصيبة إلى المكان الذى يحتاج إلى الأكسجين (شكل ٢٠-٩) . وربما ينشأ التوزيع الطبيعى للقصيبات فى البشرة بطريقة مماثلة .

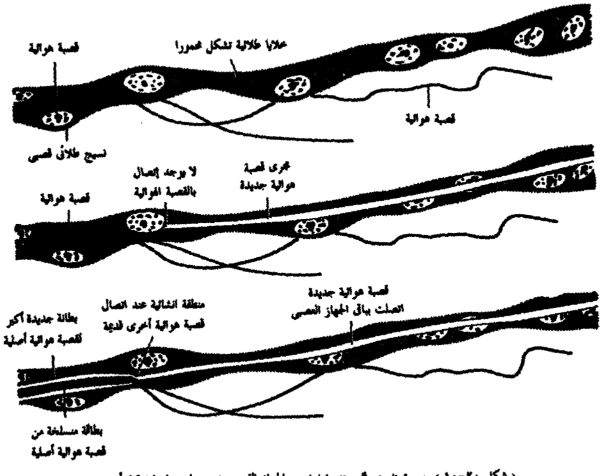
ويحدث تغير رئيسى فى نظام التقصيب عند الإنسلاخ،وعلى سبيل المثال فإن الكثافة النسبية للقصيبات الهوائية فى مبايض الجراد الصحراوى تزيد ١٨ مرة عند الإنسلاخ قبل الأخير،ثم قدر ذلك ١٦ مرة عند الانسلاخ الأخير . وتتناقص هذه الكثافة النسبية فيما بين الانسلاخات بسبب استمرار المبيض فى النمو ومثل هذه التغيرات تحدث كذلك فى الخصى والغدد الذكرية الإضافية . وهكذا عندما ينمو نسيج فى طور ما فإن هذا النسيج يشعر بنقص فى عائد الأكسجين الذى يصل إليه مما ينبه القصيبات إلى الانقسام غير المباشر،حتى يتم تكوين قصيبات هوائية من هذه الخلايا عند الإنسلاخ الجديد.وتنشأ القصبات الجديدة كنموات جديدة طرفية فى الغالب من أعمدة من الخلايا المكونة للنسيج الطلائى القصبى الموجود (شكل ٢٠-١٠).وتنمو أعمدة الخلايا هذه،ويتكون فراغ أنبوبى مبطناً بالجليد،ويتم توصيله بالجهاز القصبى الموجود عند حدوث الانسلاخ القادم .



(شكل ٢٠ ٨) رسم توضيحى للإمتداد القصبى لعضلات الطيران حيث يبدو الإمداد الرئيسى (أ) قصبة هوائية (ب) كيس هوائى تشير الأسهم إلى تيار الهواء الداخلى (محور عن حلزورث ١٩٦٤)



(شكل ٢٠ ٩) خليتان من خلايا البشرة ترسلان زوائد فى اتجاه قصبة هوائية
(ب) خيوط سيتوبلازمية من خلايا البشرة تتصل بقصبة هوائية وتسحبها فى اتجاه الخلايا (عن وحلزورت ١٩٥٩ جـ)



(شكل ٢٠-١٠) رسم توضيحي لنمو جزء جديد من الجهاز القصبي عن وجلزورث ١٩٥٤ أ) .

٢٠-٢ الثغور التنفسية Spiracles

الثغور هي الفتحات الخارجية للجهاز القصبي وهي جانبية الوضع ، وتوجد عادة في منطقة البلورا ولا يمكن أن يوجد فيها سوى زوج واحد في الحلقة الواحدة من حلقات الجسم ، فيما عدا حشرة (Diplura) حيث يوجد زوجان من الثغور في منطقة الصدر الخلفي . وفي العادة يوجد كل ثغر نفسي في صحيفة متميزة هي الصفحة الثغرية Peritreme

٢٠-٢-١ عددها وتوزيعها

ينتظم العدد الأكبر من الثغور في غالبية الحشرات في عشرة أزواج فيما عدا بعض من حشرات ديبلورا *Diplura* ، زوجان منها صدرية وثمانية أزواج بطنية ، وقد يصنف الجهاز القصبي على أساس عدد وتوزيع الثغور التنفسية العاملة ، وقد صنفه keilin 1944, كما يلي :

عديد الثغور Polypneustic :– ويحتوى على ٨ من الثغور العاملة على الأقل على كل جانب من جانبى الجسم :
كامل الثغور Holopneustic :– ١٠ ثغور تنفسية من كل جانب وهى : ١ فى الصدر الأوسط ، ١ فى الصدر الخلفى ، ٨ بطنية كما فى يرقات Bibionidae .

محيطى الثغور Peripneutic :– ٩ ثغور فى كل جانب : ١ فى الصدر الأوسط ، ٨ بطنية كما فى يرقات Cecidomyid larvae

ناقص الثغور Hemipneustic :– ٨ ثغور فى كل جانب : ١ فى الصدر الأوسط ، ٧ بطنية كما فى يرقات Mycetophilidae .

قليل الثغور Gligopneustic :– ١ أو ٢ من الثغور العاملة على كل جانب

طرفى الثغور Amphipneustic :– ٢ ثغر تنفسى على كل جانب : ١ فى الصدر الأوسط ، ١ بعد بطنى كما هو الحال فى يرقات Psychodidae .

خلفى الثغور Metapneustic ثغر واحد فى كل جانب وهو بعد بطنى كما فى يرقات Culicidae

أمامى الثغور Ptopneustic : ثغر واحد فى كل جانب ويوجد فى الصدر الأوسط كما فى عذارى الحشرات ثنائية الأجنحة .

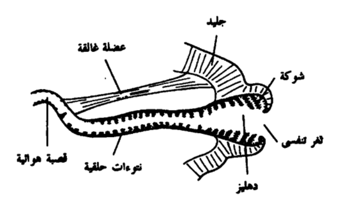
مغلق الثغور Apneustic ليس به ثغور عامة كما فى يرقات الهاموش

والثغور المغلقة لا تدل على عدم وجود جهاز قصبى فى الحشرة ، ولكنه يشير إلى إن القصبات الهوائية لا تفتح خارج الجسم . وفى العديد من الحشرات يوجد الثغر الأول على الصدر الأمامى، ولكنه ذو أصل صدر أوسطى (Hintom, 1966a) . واذا وجد أقل من عشرة ثغور تنفسية عاملة، فإن الأخرى تكون فى الأغلب قد اندثرت . ومثل هذه الثغور غير العاملة تفتح فى وقت الانسلاخ وتسمح بانسلاخ البطانة .

وبعض من حشرات دبليورا مثل حشرة *Jopyx* لها ١١ زوجاً من الثغور منها أربعة أزواج فى منطقة الصدر ، بينما فى حشرات Siminthurids لايوجد سوى زوج واحد من الثغور بين الرأس والصدر الأمامى ، ومنها تمتد القصبات الهوائية إلى جميع أجزاء الجسم .

٢٠-٢-٢ التركيب

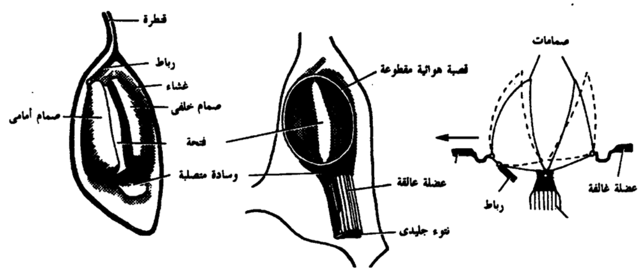
الثغر فى أبسط صورة (كما فى الحشرات عديمة الأجنحة) عبارة عن فتحة خارجية فى قصبة هوائية ولكن هذه الفتحة المرئية تقود عادة إلى تجويف يسمى الدهليز atrium ومنه تمتد القصبة الهوائية وعلى ذلك يطلق على كل من الثغر والدهليز معاً ثغراً . وعادة ما تبطن جدران الدهليز بشعيرات ترشيح التراب . وفى بعض من حشرات ثنائية وغمديه وحرشفية الأجنحة يغطى الثغر بواسطة صحفية مثقبة يوجد بها عدد ضخم من الثقوب الصغيرة يصل أبعادها فى العمر الخامس ليرقات دودة القز إلى نحو ٦ × ٣ ميكروباً . وهذه الصفائح المثقبة تفيد أيضاً فى منع دخول التراب إلى الجهاز القصبى ، أما فى الحشرات المائية ، فإنها تمنع دخول الماء إليه .



(شكل ٢٠-١١) قطاع طولى فى ثغر تنفسى فى قملة Haemotopinus توضح الأشكال والأهداب المانعة لدخول التراب .

والثغور فى معظم الحشرات الأرضية لها آلية إقفال خاصة لها أهميتها فى التحكم فى فقد الماء من الجسم . وقد تكون آلية الإقفال مكونة من صمام متحرك أو اثنين توجد على الفتحة الثغرية نفسها أو بداخلها ، بحيث تغلق ما بين الدهاليز والقصبة الهوائية عندما تتقلص هذه الصمامات .

وتوجد الفتحة الثغرية الثانية فى النطاطات فى الغشاء الموجود بين الصدرين الأوسط والخلفى ويتحكم فى اغلاق هذه الفتحة صمامات نصف دائرية متحركة غير متصلة فيما عد مشبكها ، وتتضخم عند قاعدتها لتشكل وسادة تنغمر فيها عند جذب هذه العضلة للصمامات إلى أسفل تتسبب فى دورانها وبذلك تغلق . وتفتح الفتحة الثغرية طبيعيا نتيجة لمرونة الجليد المحيط بها ولكنها تفتح أكثر عند الطيران نتيجة للتباعد الطفيف الذى يحدث بين كل من الجزء الخلفى لأسترنة الصدر الأوسط والجزء الأمامى من أسترنة الصدر الخلفى . وهاتان الصليبيتان اللتان تحيطان بالثغر تتصلان ببعضهما طبيعياً بواسطة قنطرة مرنة ، ولكن عند انقباض عضلات الصفحة السفلية والصفحة

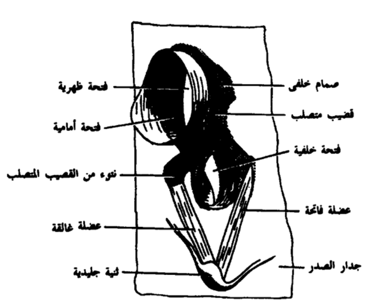


(شكل ٢٠-١٢) الفتحة الثغرية الثانية فى الجراد (أ) منظر خارجى ، (ب) منظر داخلى ، (جـ) رسم توضيحى لقطاع عرضى يوضح كيف إن حركة الجزء الغشائى للصدر الأوسطى تؤدى إلى انفتاح الصمامات انفتاحاً واسعاً

القاعدية فى الجناح فإن الصليبتين تتباعدان عن بعضهما ويتم نقل هذه الحركة بشدة إلى الثغر من خلال الرباط الذى يصل بين الجزء الأمامى لأسترنة الصدر الخلفى وبين الصمام الخلفى،وهذا الفعل يؤدى إلى اتساع انفتاح الثغر (شكل ٢٠-١٢)

وهذا النموذج . ذو العضلة الواحدة من الثغور يوجد دائماً فى الصدر،ولكن فى حالة الحشرات مستقيمة الأجنحة فإن الثغر الأول يكون مزوداً بعضلات فاتحة وأخرى غالقة،ويوجد هذا الثغر على الغشاء الموجود بين الصدرين الأمامى والأوسط ويتركب من صمام أمامى ثابت وصمام خلفى متحرك . وعادة ما يكون بهذا الثغر فتحتان تؤديان مباشرة إلى الفتحة الخارجية ويمتد قضيب متصلب بطول الحافة الحرة للصمام الخلفى ماراً بين الفتحتين،ثم يمتد بعدئذ ليحيط بالفتحة البطنية (شكل ٢٠-١٣) . وترتبط العضلة الغالقة عند بدايتها بزائدة جليدية توجد أسفل الثغر ، ثم ترتبط نهايتها ببروز من القضيب المتصلب ، أما العضلة الفاتحة،فترتبط بدايتها بزائدة جليدية ثم تتصل نهايتها بالحافة الخلفية للصمام الخلفى . وعندما تكون الحشرة فى حالة الراحة،فإن العضلة الغالقة لا تسمح بانفتاح الثغر إلا بنسبة ٢٠ – ٣٠٪ من كامل اتساعه.وهذا الانفتاح يعود فى الواقع إلى مرونة الجليد ولا تلعب العضلة الفاتحة أى دور .

ونتيجة لحركة التهوية البطنية العميقة ، تتقلص العضلة الفاتحة مما يتسبب فى فتح الثغر بكامل اتساعه (ميلر ١٩٦٠ – ب)

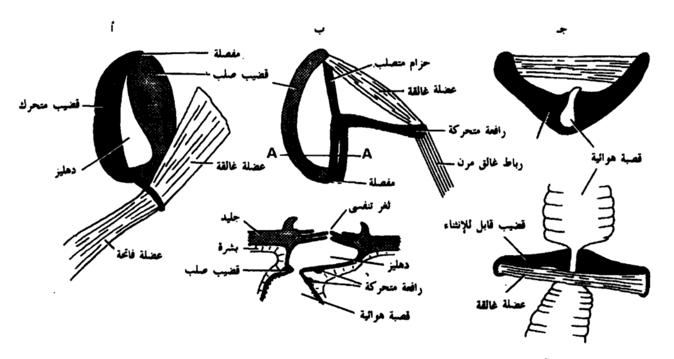


شكل (٢٠-١٣) الثغر الصدرى الأول فى الجراد . منظر داخلى (معدل عن سنود جراس ١٩٣٥ وميللر ١٩٦٠ – ب)

ويعتمد غلق الثغور البطنية على طريقة من طرق الإنقباض،فعادة ما يكون الدهليز محصوراً بين قضيبين متصلبين ، أو واقع فى منتصف ذراع واحد كنتيجة لإنقباض العضلة . وقد يشترك فى فتح الثغر عضلة (شكل ٢٠-١٤أ) أو رباط مرن (شكل ٢٠-١٤ب) أو تفتح بفعل مرونة الجليد (شكل ٢٠-١٤جـ) وفى الأحوال الأخرى ينحنى الدهليز أو القصبة الهوائية،فيسد مجرى القصبة .

٢٠-٢-٣ التحكم فى فتح الثغر

تفتح الثغور طبيعياً لفترة وجيزة تكفى للقيام بالتنفس المطلوب وذلك لكى يكون فقد ماء الجسم فى حدوده الدنيا ، ويتم إقفال الثغر نتيجة لإنقباض العضلة الغالقة ، بينما يفتح الثغر عادة من جراء مرونة الجليد المحيط به عندما تكون العضلة الغالقة فى حالة استرخاء . ويتحكم الجهاز القصبى المركزى فى العضلة الغالقة ، ولكن قد تشارك المنبهات الكيماوية البيئية للجهاز العصبى المركزى فى عملية التحكم فى هذه العضلة، وتنشأ الأعصاب المحركة لعضلات الثغر من العقدة العصبية الموجودة فى نفس الحلقة المجاورة لها مباشرة وتمر المحاور العصبية بمحاذاة العصب الأوسط ثم تتشعب بعدئذ مرسلة فرعاً لكل جانب وذلك لكى يتسنى لكل من الثغرين أن يستقبلا نفس الومضات المحركة فى كثير من الحشرات . يمر عصب حسى من كل ثغر إلى العقد العصبية للحلقة التالية .



شكل (٢٠-١٤) نظم آلية داخلية غالقة للثغر
(أ) ثغر تنفسى بطنى فى حشرة Dissosteria (Orthoptera) (عن سنود جراس ، ١٩٣٥) .
(ب) ثغر تنفسى فى يرقة حرشفية الأجنحة ، المنظر العلوى داخل ، قطاع أفقى فى أ إلى أسفل (عن إمز ، ١٩٥٧)
(جـ) آلية الأنقباض فى قصبة هوائية لبرغوث ، قطاع عرضى فى الآلية إلى أعلى ومنظر ظهرى إلى أسفل (عن وجلزورس ، ١٩٦٥)

وتنقبض العضلة الغالقة إذا ما تلقت فيضاً من الومضات من الجهاز العصبى المركزى ولكن الومضات المترددة والتى تحدد درجة الانقباض ربما كانت راجعة لفعل عوامل عدة تؤثر على الجهاز العصبى المركزى . وللمستوى العالى من ثانى أكسيد الكربون والمستوى المنخفض للأكسجين فى الأنسجة أهمية خاصة . وقد تنشأ مثل هذه الحالة نتيجة لإنتاج ثانى أكسيد الكربون واستهلاك الأكسجين فى التنفس، بينما تكون الثغور مغلقة، وكلتا الحالتان تؤديان إلى نقص فى الومضات الترددية ومن ثم يفتح الثغر . ومن المحتمل أن يكون ذلك راجعاً إلى تنبيه لعصب داخلى

يثبط العصب الفاتح للثغر وفى حالة الثغور ذات العضلين يزداد الوميض الترددى للعضلة الفاتحة بزيادة مستوى ثانى أكسيد الكربون وقلة الأكسجين .

وتتأثر الومضات الترددية المحركة للعضلة الفاتحة كذلك بميزان الماء فى جسم الحشرة،ومن المحتمل أنها تؤثر من خلال تركيز أيون معين . وإذا ما شرحت الحشرة ترتفع وتتزايد الومضات الترددية وتظل الثغور مغلقة لمدة أطول ، وبزيادة فقد الماء من جسم الحشرة تتأكد هذه الحالة إذ تظل الثغور مغلقة .

أما الثغور ذات العضلتين، فإنها لا تتأثر بالتنبيهات المحيطة بها.ويتم التحكم فيها تماماً عن طريق الجهاز العصبى المركزى .

٢٠-٣ انسلاخ الجهاز القصبى Moulting the tracheal system

تنزع البطانة الجليدية للقصبات الهوائية عند كل انسلاخ ويتم تكوين بطانة جديدة أكبر لتحل محلها . وتتشق الجذوع الطولية فى نقاط محددة،وكذلك تنفصل البطانة الموجودة فى نقاط الاتصال بين الثغور المتجاورة،ثم تسحب هذه البطائن من خلال الثغور ويتخلص منها مع باقى الجليد المنسلخ.ويكون الجليد الجديد المبطن للقصبات الهوائية ناعماً فى البداية،ولكنه يكون أكبر قليلاً من سابقه ، وتبعاً لذلك فإن قطره يتسع ويصبح عندئذ فى شكل ثنيات يترسب فيها المزيد من المادة الجليدية ليكون البطانة اللولبية .

٢٠-٤ تبادل الغازات Gaseous exchange

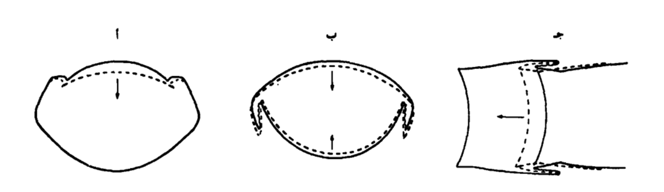
يمر الأكسجين من الثغور التنفسية إلى الجهاز القصبى، ومن ثم يصل إلى الأنسجة،ولابد من وصوله بعدئذ إلى الميتوكندريا (الجسيمات السبحية) حتى يقوم بدوره فى عمليات الأكسدة . ويمر ثانى أكسيد الكربون عكس المسار السابق . وتوجد عمليتان واضحتان فى ظاهرة تبادل الغازات إحداهما يتم من خلال الجهاز القصبى،وتُسمى الانتشار الأنبوبى للهواء . والأخرى من خلال الأنسجة فى محلول السيتوبلازم،وتسمى الانتشار النسيجى (Weis-Fogh 1746)

ويتوقف انتشار الأكسجين القادم من الثغور على الضغط الجزئى داخل القصبات الهوائية والذى ينبغى أن يكون أقل منه فى الهواء الخارجى وهذا ما يسهل انتشار الأكسجين داخل الأنسجة عند استعماله . ومثل هذا الفرق فى الضغط كاف أيضا لإمدادات الأكسجين التى تدخل بالانتشار فقط إلى عضلات الطيران فى الحشرات الصغيرة مثل الدروسوفلا (ثنائية الأجنحة) ولكن فى الحشرات الأكبر لا يكفى الانتشار وحده للوفاء بالاحتياجات المرتفعة للأنسجة النشطة . وبسبب القابلية الشديدة لغاز ثانى أكسيد الكربون للذوبان فإن سرعة نفاذ هذا الغاز فى الأنسجة تعادل ٣٦ مرة قدر نفاذية الأكسجين ورغما عن ارتفاع الوزن الجزيئى لثانى أكسيد الكربون فإنه يمر أسرع من الأكسجين من خلال الأنسجة،وكما ذكرنا فإن ثانى أكسيد الكربون أكثر قابلية للذوبان وعليه،فهو يوجد بتركزات أكبر من تركيزات الأكسجين داخل الأنسجة . كذا فإن بعضاً من ثانى أكسيد

الكربون بدلاً من أن يمر مباشرة خلال الجهاز القصبى، فإنه ينتشر للخارج من خلال الأنسجة، ويدخل القصيبات الهوائية القريبة من الثغور أو يمر مباشرة من خلال جدار الجسم .

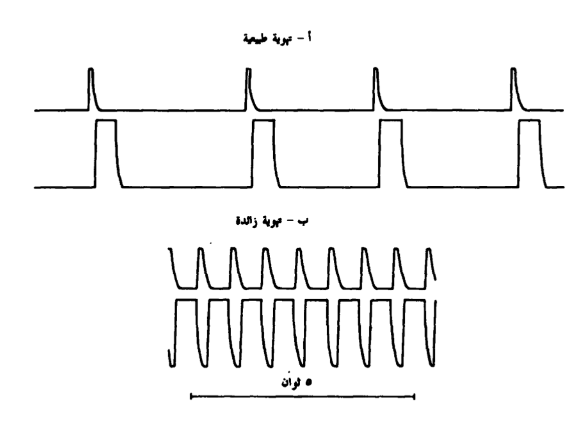
٢٠-٤-١ التهوية

فى حالة الحشرات الكبيرة لا يكفى الانتشار وحده لإحضار ما يفى بحاجة الأنسجة من الأكسجين ، ولذلك فلابد لها من الحصول على ما يلزمها منه عن طريق إحداث تغيرات فى حجم الجهاز القصبى وهذا ما يسمى بالتهوية ، فمعظم القصبات الهوائية دائرية الشكل فى قطاعاتها العرضية ووفق ذلك فهى تقاوم أى تغيير فى شكلها ولكن البعض منها ذوى قطاعات عرضية بيضاوية وذلك فهى قابلة للانضغاط ومثلها مثل الجذوع فى يرقات حشرة Dytiscus من غمديات الأجنحة وبسبب إنضغاط القصبات الهوائية يندفع الهواء خارج الجهاز القصبى ، وعندما تعود للتمدد يدخل الهواء إليها ثانياً، بيد أن التغير فى حجم القصبات الهوائية فقط لا يترتب عليه إلا جلب كمية قليلة من الهواء، ولكن بسبب المقدرة الكبيرة للأكياس الهوائية على الإنضغاط والتمدد، فإنها أقدر على إحداث تبادل للغازات بكميات ضخمة . وضغط الجهاز القصبى وما يتبعه من زفير ينشأ بطريق غير مباشر من الإنقباضات العضلية التى تنشأ عادة من عضلات البطن. وهذه الانقباضات تؤدى إلى زيادة ضغط الدم وتحرك الأعضاء التى تضغط على الأكياس الهوائية وتسبب انكماشها، أما تمدد الأكياس الهوائية وما يتبعه من شهيق ينشأ من انخفاض الضغط عليها الناشيء من تمدد عضلات البطن المرنة. والتغير فى حجم البطن قد يتم بطرق شتى فى حالة الحشرات مختلفة الأجنحة. والحشرات غمدية الأجنحة تتحرك الترجات إلى أعلى وإلى أسفل (شكل ٢٠-١٤أ). وفى الرعشات والحشرات مستقيمة غشائية وثنائية الأجنحة تتحرك كل من الترجة والاسترنة (شكل ٢٠ - ١٥ ب) . وقد ترتبط هذه الحركات بالحركات التلسكوبية لحلقات البطن (شكل ٢٠ - ١٥ جـ) وفى حرشفية الأجنحة تتعقد هذه الحركات وتشمل المناطق البلورية فضلا عن الترجات والاسترنات .



(شكل ٢٠-١٥) أشكال توضيحية توضح نماذج من حركات البطن من أجل التهوية وتبين الخطوط المنقطة أماكن الانقباضات وتبين الأسهم اتجاه الحركات أ ، ب قطاعات عرضية ، جـ ، قطاع طولى(عن سنودجراس ١٩٣٥) .

وتؤدى الحركات المتعاقبة من الانضغاط والتمدد إلى ضخ الهواء من وإلى الجهاز القصبى من خلال الثغور التنفسية وقد يخرج الهواء من كل ثغر تنفسى وحركة الهواء هكذا يطلق عليها التيار المدى tidal flow،حيث إن الهواء الموجود داخل الأجزاء الداخلية من الجهاز يتم طرده بواسطة الحركات المدية Eidal movements.وفى معظم الحشرات ينساب تيار الهواء من المقدمة إلى الظهر،ولكن فى حالة الجراد يفتح الثغور ١ ، ٢ ، ٤ أثناء الشهيق ثم تغلق ويفتح الثغر ١٠ للزفير وعندما تكون الحشرة فى حالة نشاط يتم الزفير من خلال الثغور ٥ : ١٠.وتفتح ثغور الشهيق فور إغلاق ثغور الزفير،وتظل مفتوحة بمقدار نحو ٢٠٪ من الدورة لمرور الهواء داخلها ثم تغلق بعدئذ،وبعد فترة قصيرة تغلق جميع الثغور (شكل ٢٠-١٦أ) وتبدأ البطن فى الانقباض بينما تكون جميع الثغور مغلقة وذلك حتى يصبح الهواء داخل القصبات تحت ضغط وتعرف هذه الحالة بمظهر التضاغط،ثم يتبع ذلك فتح ثغور ودفع الهواء للخارج،وتسير التهوية فى الحشرات الكبيرة بصفة مستمرة هذا رغماً عن إنها قد تتوقف لمدة دقيقة أو أكثر.وبعد فترة من النشاط تنضم إلى حركة التهوية البطنية أنواع أخرى من التهوية تشمل فى الجراد حركة على الصدر للأمام وللخلف (التهوية بواسطة الرقبة)،ثم حركة الصدر الأمامى على الصدر الأوسط (التهوية بواسطة الصدر الأمامى) (عن مللر ١٩٦٠ أ) وهذه الحركات تؤدى فى الأساس إلى تهوية الرأس،ولذا فلها أهميتها الخاصة .



(شكل ٢٠-١٦) رسم توضيحى لنشاط الثغور فى حشرة الجراد (أ) تهوية طبيعية (ب) تهوية زائدة

٢٠-٤-٢ التنفس الجليدى

يتم جزء من عملية تبادل الغازات من خلال الجليد فى معظم الحشرات،ولكن هذه لا تمثل إلا نسبة مئوية ضئيلة من الحجم الكلى لعملية تبادل الغازات.ومن جهة أخرى فإن البروتيورا والكو لمبولا ليس لها جهاز قصبى ويجب عليها أن تعتمد على التنفس الجليدى سوياً مع نقل الغازات من سطح الجسم إلى الأنسجة بواسطة الدم،والتنفس الجليدى هام أيضاً فى حالة البيض والحشرات المائية،حيث يكون الجهاز الهضمى من النوع ذو الثغور المغلقة (غير العاملة) إلا فى حالة الحشرات الصغيرة جداً ، ويحول الجليد السطحى فى معظم الحشرات دون نفاذية الأكسجين، وليست الطبقة الشمعية هى الحائل حيث إن هذه الطبقة تحول فقط دون نفاذية الماء (Buck 1962) وفقد ثانى أكسيد الكربون عن طريق الجسم أكبر بكثير منه فى حالة الأكسجين وخروج هذا الغاز مخترقاً الأغشية البين حلقية بصفة خاصة ضخم للغاية .

٢٠-٥ وظائف أخرى للجهاز القصبى Other functions of the tracheal system

للجهاز القصبى عدد آخر من الوظائف بخلاف وظيفته فى التنفس ويقلل الجهاز القصبى خاصة الأكياس الهوائية من حجم الفراغ الداخلى للحشرة . وفى حالة الحشرات المائية يزيد الجهاز القصبى من مقدرة الحشرة على الطفو .

وحيث إن الأكياس الهوائية لها خاصية الانضغاط،فذلك يسمح بنمو الأعضاء الموجودة داخل الجسم دون أى تغيير يذكر فى حجم الجسم . ولذا نجد أن الجهاز القصبى فى بداية عمر ما من أعمار حشرة الجراد يشغل ٤٢٪ من حجم الجسم ولكنه فى نهاية هذا العمر لا يشغل سوى ٣,٨٪ فقط من حجم الجسم،وذلك بسبب نمو الأعضاء الداخلية التى تضغط على الأكياس الهوائية وتسبب إنكماشها .

وفى بعض الحشرات الليلية (من حرشفية الأجنحة) تشكل القصبات الهوائية سطح عاكس أسفل العين وتدعم الأعضاء الطبلية عادة بكيس هوائى مفتوح على الخارج،مما يتيح للطبلة حرية التذبذب عند تعرضها لأقل قدر من الطرق .

ويساعد تمدد الجهاز القصبى فى انتفاخ الحشرة بعد الانسلاخ،وفى حالة الرعاشات يمنع اغلاق الثغر هروب الغازات من القصبة الهوائية وهذا مصحوب بحركة البطن يؤدى إلى فرد الأجنحة . وفى بعض الحشرات مثل الرعاش Aeschna تنمو الأكياس الهوائية بدرجة كبيرة ويبدو أنه ليس لها أى وظيفة تنفسية،ولكن وجودها بهذا الشكل حول العضلات الجناحية يدفع بالظن إلى أنها قد يكون من وظيفتها ضبط درجة حرارة عضلات الطيران (Church, 1960b).ومن الوظائف العامة الشديدة الأهمية للقصبات إنها تربط الأنسجة بداخلها فضلاً عن ربطها فيما بينها (Edwards 1960) .

الفصل الواحد والعشرون

التنفس فى الحشرات المائية وداخلية التطفل

RESPIRATION IN AQUATIC AND ENDOPARASITIC INSECTS

تحصل الحشرات المائية على الأكسجين مباشرة من الهواء الذائب فى الماء وتحتاج مثل هذه الحشرات إلى أن يكون لها اتصال شبه دائم مع السطح،أو تكرر زيارتها له ، ولكن فى الكثير من الأحيان تمد الحشرة من زيارتها للسطح بزيادة حجم مخازن الأكسجين الذى تستفيد منه أثناء غطسها . والحشرات التى تحصل على الهواء من الماء تحتفظ دائما بجهاز قصبى،وذلك لكى تستخدم به الأكسجين الذى تستخلصه من السوائل،وهذا الأمر فى غاية الأهمية حيث أن انتشاره فى الصورة الغازية أضخم بكثير منه عما لو كان ذائباً فى صورة محلول فى سائل الدم،وأحياناً يتم تبادل الغازات عن طريق خياشيم رقيقة الجدر مزودة بالقصبات الهوائية .

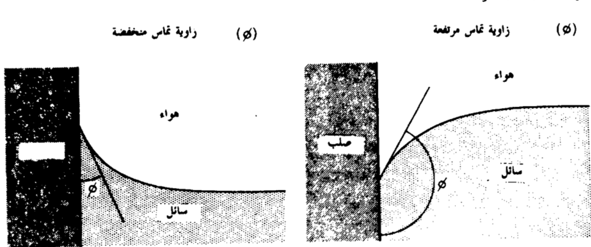
ومثلها مثل الحشرات المائية قد تحصل المتطفلات الداخلية من الحشرات على ما يلزمها من الأكسجين مباشرة من الهواء المحيط بعائلها أو من أنسجة العائل المحيطة بها،ونادراً ما تكون للحشرات أصباغ تنفسية هذا ولو أن الهيموجلوبين موجود فى قليل من الحشرات المائية والمتطفلة فقد تستمد منه الأكسجين المخزن به لفترة قصيرة أو قد يسهل الحصول على الأكسجين من بيئة فقيرة فيه .

٢١-١ الحشرات المائية التى تحصل على الأكسجين من الهواء

Aquatic insects obtaining oxygen from the air

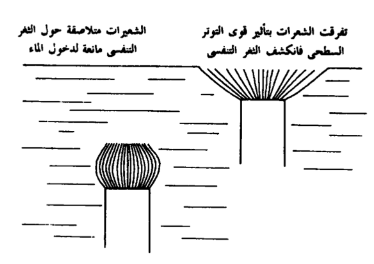
تحصل الغالبية العظمى من الحشرات المائية على الأكسجين من الهواء،وذلك يستدعيها أن تقوم بين الحين والآخر بالصعود إلى سطح الماء لتجدد الغازات الموجودة فى جهازها القصبى وعلى أى ، فالقليل من الحشرات تستطيع أن تحافظ على اتصال شبه دائم مع الهواء عن طريق ممص تنفسى طويل أو من خلال الفراغات الهوائية فى نباتات معينة ومن المشاكل التى تواجه جميع الحشرات المائية هى تلك المتعلقة باختراق الغلاف السطحى للماء عند صعودها إلى السطح،ثم منع دخول الماء إلى الثغور التنفسية أثناء الغطس.وتتوقف مقدرة الحشرة على مواجهة تلك المشاكل على تركيب جليدها السطحى وخاصة ما يتعلق منها بمقاومة الابتلال.وعندما يستقر سائل فوق مادة صلبة، أو إذا ما غمرت مادة صلبة سائل،فإن الهواء الموجود بين المادة الصلبة والسائل يلامس المادة الصلبة بزاوية معينة تكون

ثابتة بالنسبة لكل مادة من المواد، وهذه الزاوية التى تقاس فى السائل تعرف بزاوية التماس Contact angle. وتدل زاوية التماس الكبيرة على أن سطح المادة الصلبة لا يبتل إلا بصعوبة، ومثل هذه الأسطح تسمى أسطح غير قابلة للبلل وتحت هذه الظروف، فإن درجة تماسك السائل يكون أكبر بكثير من درجة لزوجته بالنسبة للمادة الصلبة. وعندما تصعد حشرة من الحشرات اللاتى يدخل فى تركيب جليدها السطحى مركبات ذات زاوية تماس عالية إلى سطح، فإن الماء سرعان ما يتساقط من على جسمها تاركاً الجسم جافاً (Holgate 1955) وقد يحتوى جليد الحشرة بأكمله على مركبات غير قابلة للبلل مما يجعله مقاوم للبلل على الإطلاق. وقد تكون هذه المركبات مركزة فى المنطقة المحيطة بالثغور التنفسية، بينما يكون باقى الجسم قابل للبلل وعلى سبيل المثال، فإن ليرقات الحشرات ثنائية الأجنحة غدداً محيطة بالفتحات التنفسية تفرز إفرازاً زيتياً فى المناطق الملاصقة للثغور. وعادة ما تكون المركبات غير القابلة للبلل مصحوبة بوجود الشعيرات كما فى حشرة Notonecla (مختلفة الأجنحة) أو بصمامات كما فى يرقات البعوض تغلق عند غطس اليرقات وتفتح عند صعودها إلى سطح الماء (شكل ٢١-١)، حيث تسبب قوة التوتر السطحى للماء فى تفريق الشعيرات المحيطة بالثغر .



(شكل ٢١-١) رسم توضيحى يبين زوايا التماس المرتفعة والمنخفضة

وفى الكثير من هذه الحشرات تكون الثغور الخلفية هى الثغور العاملة وتكون غالباً محمولة على ممص كما فى يرقات Ephydridae و Culicidae حيث أن الجزء الخلفى من الجسم وحده هو الذى يخترق الغشاء السطحى للماء أما باقى الجسم فيظل مغموراً ومعلقاً من الغشاء السطحى للماء . وفى حالة حشرة Eristalis (من ثنائية الأجنحة) يكون الممص تلسكوبياً ويمكن أن يمتد بطول ستة سنتيمترات أو أكثر ، بينما لايزيد طول اليرقة عن سنتيمتر واحد . وبواسطة هذا الممص تستطيع اليرقة أن تصل إلى السطح بثغورها التنفسية الخلفية بينما يظل جسمها فوق طين القاع (شكل ٢١ ــ ٢) وأى زيادة فى عدد الثغور العاملة تحدث عادة فى العمر اليرقى الأخير ، حيث إن هذا الطور لايلبث لمدة طويلة فى الماء بعكس الأطوار المتقدمة فتترك الماء لتعذر أو ليسهل خروج الحشرة اليافعة. فى حالة الحشرات ناقصة التطور (Chimton 1947) .



(شكل ٢١-٢) رسم توضيحى بين حركة الشعيرات الغير قابلة للبلل المحيطة بثغر تنفسى عندما تغوص الحشرة وعندما تصعد للسطح تتوقف حركة الشعيرات توقفاً كلياً على القوى الطبيعية العاملة بين الشعيرات والماء (ويجلسورث ١٩٦٥)

٢١-١-١ الأكياس الهوائية

بعض الحشرات مثل يرقات البعوض لا تستطيع البقاء تحت الماء إلا بالقدر الذى تصل به امدادات الأكسجين إليها عن طريق القصبات الهوائية،ولكن هناك حشرات أخرى تملك مخازن قصبية إضافية لخزن الهواء،فهذه الحشرات تحمل معها فقاعة من الهواء عندما تغوص فى الماء وتفتح الثغور التنفسية فى هذه الفقاعة وتستمد منها الهواء المخزن بها فضلاً عما هو موجود فى جهازها القصبيى مما يمكن هذه الحشرات من البقاء مدة أطول تحت سطح الماء عما إذا كانت هذه الفقاعات غير موجودة.وموقع مخازن الهواء هذه من السمات التى تميز بها أنواع الحشرات،فهى فى حالة حشرة Dyticus تكون موجودة أسفل الغمد وعند إزاحة الأجنحة الخلفية وقوسقة الفراغ الموجود أسفل الغمد تتمكن الحشرة من البقاء مغمورة تحت سطح الماء لفترات طويلة . وفى حالة حشرة Notaneela يحفظ الهواء بواسطة الشعر غير القابل للبلل الموجود على السطح السفلى للحشرة،فضلاً عن تخزينه فى مخازن أسفل الأجنحة فى صورة غشاء رقيق يحفظ فيها بواسطة أشواك قصيرة توجد فوق السطح الظهرى للجناح الأمامي . والحشرة Anisops (مختلفة الأجنحة) مخازن بطنية وتحت غمدية تزود بالأكسجين الذى يتحد اتحاداً ضعيفاً بالهيموجلوبين داخل خلايا قصبية ضخمة توجد داخل الثغور البطنية . وتزيد مخازن الهواء من قدرة الحشرة على الطفو حالما تتوقف عن السباحة أو تحرر نفسها من القاع،فإنها تطفو فوراً إلى السطح،ويكون مخزن الهواء فى موضوع مناسب يمكن الحشرة من تجديد ما به من هواء بسهولة،فمثلاً تصعد حشرة Dytiscus إلى السطح بذيلها أولا وتجدد مخزون الهواء الموجود أسفل الغمد من الطرف الخلفى للغمد .

٢١-١-٢ الخياشيم الطبيعية

عندما تغوص الحشرة فى الماء تكون الغازات الموجودة فى مخزن الهواء معادلة للغازات الذائبة فى الماء،حيث إن الماء يكون مشبعاً بالهواء . ومن الطبيعى أن تحتوى فقاعة الهواء عندما تغوص الحشرة على نحو ٢١٪ اوكسجين ، ٧٩٪

نيتروجين ، بينما يكون الماء نظراً لإختلاف درجة ذوبان الغازات فيه محتوياً على ٢٣٪ اكسجين ، ٦٤٪ نيتروجين ، ٣٪ ثانى أكسيد الكربون)ولكون ثانى الكربون سريع الذوبان فى الماء فإنه لا يمكن ابداً أن يكون موجوداً بنسبة عالية فى الفقاعة الهوائية .

وبعد فترة قليلة من الغوص تتناقص درجة تركيز الأكسجين فى الفقاعة)حيث إن الحشرة تستخدمه باستمرار وعليه تزيد درجة النتروجين نسبياً بها وهذا يخل بدرجة التوازن بين الغازات الموجودة فى الفقاعة وبين تلك الموجودة فى الماء المحيط بالحشرة،وبالتالى فإن الأكسجين سوف يمر من الماء إلى الفقاعة ليعيد التوازن)لأن نسبة الأكسجين قد تناقصت فى هواء الفقاعة عن تلك الموجودة فى الماء المحيط وعلى العكس يمر النتروجين من الفقاعة إلى الماء لزيادة تركيزه فى الفقاعة عما هو موجود فى الماء . ولذلك تستطيع الحشرة أن تحصل على مصدر مستمر من الأكسجين أكثر مما هو مخزن فى هواء الفقاعة ، وتبعاً لذلك تستطيع أن تطيل مدة وجودها أسفل الماء .

والنيتروجين كغاز خامل له ضرورته لكى تعمل الفقاعة عمل الخيشوم الطبيعى)ولهذا السبب)فإن الحشرة لا تستطيع أن تعيش مدة طويلة إذا ما وضعت فى ماء به نسبة مركزة من الأكسجين ومنعت من الصعود إلى السطح . وتتوقف فاعلية الفقاعة الهوائية كخيشوم طبيعى على نسبة الأكسجين الموجود فى الماء المحيط بالحشرة ففى حالة وجود الحشرة فى ماء فقير فى الأكسجين سوف يخرج من الفقاعة إلى الماء حيث تفقده الحشرة نظراً لأن ضغط الأكسجين الموجود فى الفقاعة يكون أعلى من ضغط ذلك الموجود فى الماء . وذلك فإن فاعلية الخيشوم الطبيعى تكون عالية كلما زادت نسبة الأكسجين الذائب فى الماء المحيط بالحشرة . ولهذا يكثر صعود الحشرة إلى السطح إذا ما كان الماء راكداً وقلت نسبة ما به من الأكسجين ولنفس السبب نجد أن حشرة **Naucopis** (مختلفة الأجنحة) تتشبث بالقاع وتحدث بأرجلها الخلفية حركات سباحة فيتحرك الماء حولها فى صورة تيار يتيح لها تجديد من مخزون الأكسجين فى الفقاعة والتخلص من ثانى أكسيد الكربون المتراكم فى الجهاز القصبى .

٢١-١-٣ الحشرات التى تحصل على الأكسجين عن طريق النباتات المائية

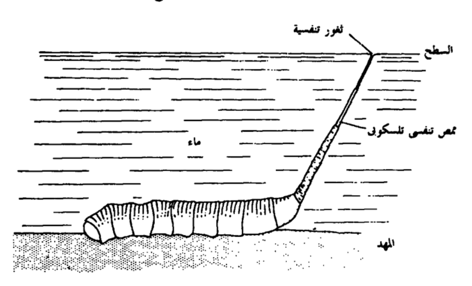
تحصل بعض الحشرات على الأكسجين عن طريق وصل ثغورها التنفسية بالفراغات الهوائية للنباتات المائية . وهذه العادة معروفة فى يرقات حشرات **Donacia** (غمدية أجنحة) و**Choysogastes** (ثنائية الأجنحة) ويرقات وعذارى Notiphila (ثنائية الأجنحة) ويرقات وعذارى بعوض **Mansonia**.وفيما عدا **Mansonia** فإن جميع هذه الحشرات تعيش فى الطين الذى لا يحتوى إلا على قدر يسير من الأكسجين الحر . وتوجد الثغور العاملة على قمة ممص بعد بطنى حاد الطرف فى حالة الأطوار اليرقية (شكل ٢١-٣)أما فى حالة العذارى)فتوجد تلك الثغور على القرون الصدرية الأمامية .

٢١-٢ الحشرات التى تحصل على الأكسجين من الماء

Insects obtaining oxygen from the water

فى حالة جميع الحشرات التى تعيش فى الماء ينتشر قدر من الأكسجين من الماء خلال جليد هذه الحشرات)بحيث تستفيد به الحشرة.وفى كثير من المظاهر اليرقية يتم تبادل الغازات ببطء عن هذا الطريق.ويتوقف الانتشار الجليدى

للغازات على مدى نفاذية الجليد وضغط الأكسجين المنخفض داخل الأنسجة إذا ماقورن بضغطه فى الماء.وفى كثير من المظاهر اليرقية يكون الجليد منفذاً نسبيا ، ففى حالة Aphelocheirus (مختلفة الأجنحة) مثلا يكون الجليد فى الطور اليرقى الأخير منفذاً بمقدار أربعة أمثال نفاذية جليد الطور اليافع .



(شكل ٢١ ٣أ) : ممص تنفسى بعد بطنى فى يرقة Mansonia -(عن كلين ١٩٤٤)

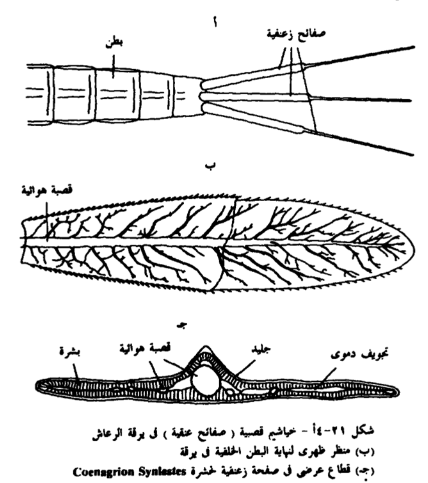
ويمر بعض الأكسجين من خلال الجليد إلى دم الحشرة وذلك فى حالة اليرقات المتناهية الصغر ، مثل العمر اليرقى الأول للحشرة Simulium وحشرة Chironomus (ثنائية الأجنحة)،وحيث يكون جهازها القصبى مملوء بسائل ، وهذا قد يفى بحاجة الحشرة من الأكسجين . وعلى العموم فإن دورة الدم ضعيفة ودرجة الانتشار من الدم بطيئة ولا يمكن أن تفى بحاجة الحشرات الأكبر .

وعليه فإن غالبية الحشرات التى تحصل على الأكسجين من الماء يكون لها جهاز قصبى، مغلق أى أن الثغور التنفسية فى هذا الجهاز لا تكون عاملة،وتحت هذه الظروف ينتشر الأكسجين من الماء خلال الجليد ومنه إلى الجهاز القصبى، وعن طريقه يمكن للأكسجين أن ينتشر بسرعة حول الجسم ثم الأنسجة.ومثل هذا النوع من الانتشار الغازى يتطلب جهاز قصبيا غير قابل للانضغاط وإلا إنضغط الجهاز القصبى من جراء ضغط الماء وتوقف سير الأكسجين فيه .

٢١-٢-١ الزعانف القصبية

فى بعض الحشرات مثل يرقات Simulium يوجد شبكة من القصبات أسفل الجليد بصفة عامة،ولكن يوجد أحياناً زوائد شبه ورقية من الجسم هى الزعانف،وتغطى هذه بجليد متناهى الرقة أسفل منه مباشرة شبكة من القصبات

التنفسية (شكل ٢١-٤ جـ)،وتعرف هذه الزوائد بالزعانف القصبية.وفى غالبية يرقات الرعاشات يوجد ثلاثة من الخياشيم الذنبية (شكل ٢١-٤).وليرقات ترايكوبترا Tricoptera خياشيم خيطية قطنية ، بينما يوجد ليرقات بليكوبترا Plecoptera خياشيم متغيرة الوضع . وليرقات انيسوبترا Anisoptera خياشيم فى الجزء الأمامى من المستقيم يمر عليها الماء ذهاباً وجيئة بواسطة الضخ العضلى.وعموماً فبالرغم من إن قدراً كبيراً من تبادل الغازات يأخذ طريقه من خلال الزعانف القصبية والتى يصل مداها إلى ٢٢ : ٤٥٪ من نسبة الأكسجين المطلوبة فى حالة يرقات Agrion (من الرعاشات)،فإن هذه الحشرات قد تهلك إذا انتزعت منها هذه الزعانف،ووضعت فى بيئة تحتوى على ضغط عال من الأكسجين . وطالما كان ضغط الأكسجين فى الماء منخفضاً،فإن لهذه الزعانف أهميتها القصوى،لأنها تزيد من المسطحات التى يمكن تبادل الغازات من خلالها .

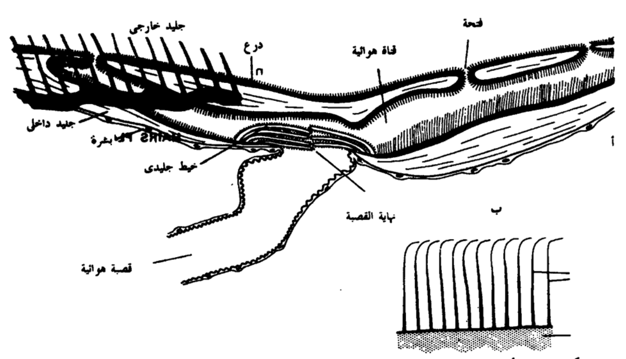


شكل ٢١-٤أ - خياشيم قصبية (صفائح عنقية) فى يرقة الرعاش
(ب) منظر ظهرى لنهاية البطن الحلقية فى يرقة
(جـ) قطاع عرضى فى صفحة زعنفية لحشرة Coenagrion Synlestes

٢١-٢-٢ التنفس الدرعى

لبعض الحشرات تراكيب خاصة تستطيع الاحتفاظ بطبقة رقيقة من الهواء خارج الجسم،بحيث تكون هذه الطبقة هى المكان الذى يتم عن طريقه تبادل الغازات بين الماء والجسم،وتسمى هذه الطبقة الغازية بالدرع،وتفتح القصبات التنفسية فى هذا الدرع،حتى يمكن للأكسجين أن يمر مباشرة إلى الجسم،ويكون الدرع المذكور موجوداً بصفة دائمة

ولو أن حجمه يكون صغيراًالمحيث إنه لا يعمل كمخزن يزود بالهواء ، بل إنه لاستهلاك الحشرة.وفى حالة الحشرات اليافعة يتم الحفاظ على وجود الدرع بواسطة شعيرات كثيفة لسطح الجسم . وفى حالة حشرة Aphelocheirus يتعزز هذا النظام بانحناء هذه الشعيرات عند أطرافها (شكل ٢١-٥ب) وفى حشرات أخرى مثل حشرة Elmis (غمدية الأجنحة) تكون هذه الشعرات مائلة (شكل ٢١-٥)،وعدم قابلية هذه الشعيرات للإنضغاط ترجع إلى وجود تغليظ طفيف فى قواعد الشعيرات،وأيضاً إلى تزاحمها الشديد . وفى الحشرة اليافعة Aplelocheirus يغطى الدرع السطح البطنى وجزء من السطح الظهرى لجسم الحشرة ويبلغ ارتفاع الشعيرات الحافظة للهواء من ٥ إلى ٦ ميكروناً ويبلغ قطرها نحو ٠٫٢ ميكروناً وهذه الشعيرات متكاثفة بدرجة كبيرة،حيث يوجد منها نحو ٢٠٠٠،٠٠٠ فى كل ملليمتر مربع،وهى قادرة على تحمل ضغط يوازى أربعة ضغوط جوية،دون أن تنضغط وهذا يدل على مدى قدرة الدرع على تحمل ضغط الماء الزائد فى الأعماق.وتفتح الثغور التنفسية فى الدرع كثغور صغيرة تؤدى إلى سلسلة القنوات المتشعبة فى الجليد (شكل ٢١-٥) وتبطن هذه القنوات بالشعيرات،حتى تجعل دخول الماء إلى الجهاز القصبى مستحيلاً .



(شكل ٢١-٥) (أ)قطاع فى منطقة ثغرية فى Aphelocherius تبين ارتباط القصبة الهوائية بجهاز مكون من قنوات فى الجليد
(ب) جزء من الدرع مكبرة للغاية يوضح شكل الشعيرات (عن Thorpe Crisp 1944a)

٢١-٢-٣ الزعانف الثغرية

الزعنفة الثغرية تستطيع أن تزود الجهاز القصبى مباشرة بالهواء مع حفاظها على ماء الجسم،حيث إنها تفتح فى دهليز الثغر . وعليه فإن فقد الماء من خلال الثغور التنفسية يكون طفيفاً.وفى حالة وجود الحشرة فى الهواء يكون مساوياً لمثيله فى حالة الحشرات الأرضية (Himton, 1944) .

وفى حالة عذراء حشرة Taphrophila يوجد زوج من الزعانف الثغرية يصل طول الواحدة منها إلى نحو ١,٥ مم ومتفرع إلى ثمانية أفرع تتصل بالثغور الموجودة فى الصدر الأمامى،ويمتد الدهليز الثغرى داخل الزعنفة وفروعها. وحينما يتقابل الدهليز مع جدار الزعنفة،فإنه يفتح للخارج من خلال سلسلة من الثقوب الصغيرة تسمى الثقوب الهوائية والتى يصل قطر الثقب فيها نحو ميكروناً.ويبدو الدهليز فى قطاعه العرضى مزدوج الجدار تتصل به دعامات جليدية حتى لا ينضغط الدهليز حتى ولو جفت الزعانف ، هذا وتمنع خاصية عدم الابتلال التى تتميز بها الدعامات من دخول الماء الدهليز .ويمتد من كل ثقب هوائى خارج الزعنفة قناة مجوفة عرضها نحو ٤ ميكروناً وتبطن كل قناة ببطانة غير قابلة للبلل مما يمكن القناة من الأحتفاظ بأسطوانة طويلة من الهواء خلال وجود الحشرة فى الماء،وتسمى هذه الأسطوانة بالخط الدرعى.هذا ولا يمكن أن تزول الخطوط الدرعية بسبب وجود ما يسمى بالقناطر الجليدية داخلها وهى تتراص على مسافات تصل إلى ١ ميكرونا وعرض كل قنطرة نحو ٠,٥ ميكروناً ولا يمكن أن يزول الهواء داخل القناة حتى ولو تعرضت الحشرة إلى ضغط عشرة أقدام من الماء ، هذا بالرغم من أن العذارى لا توجد عادة على عمق يزيد عن قدمين.وتمكن الخطوط الدرعية الحشرة من تبادل قدر كبير من الغازات أثناء وجودها فى الماء وتنضغط الزعانف أثناء وجود الحشرة فى الهواء،ولكن الدهاليز لا يمكن أن تنضغط،وتظل تعمل كممر للهواء إلى داخل الثغور

٢١-٣ التنفس فى الطفيليات الحشرية الداخلية

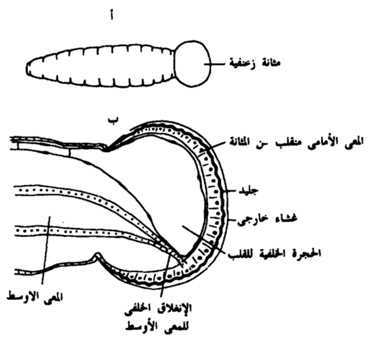
Respiration in endoparasitic insects

تتبع الحشرات الطفيلية الداخلية طرق شتى فى سبيل الحصول على الأكسجين،والتى يمكن مقارنتها عموماً بتلك التى تستخدمها الحشرات المائية ، وغالبية الطفيليات الداخلية تحصل على بعض الأكسجين بالإنتشار من خلال الجليد من أنسجة عائلها.وفى كثير من حشرات ايكونوميند وبراكونيد (غشائية الأجنحة) يكون الجهاز القصبى فى العمر اليرقى الأول مملوءبالسوائل ،وحتى حينما يمتلىء بالغازات تظل الثغور مغلقة حتى العمر اليرقى الأخير . وعليه فإن هذه الحشرات وكذلك يرقات غالبية الطفيليات من رتبة ثنائية الأجنحة تعتمد اعتماداً كليا على الانتشار الغازى من خلال الجليد . وفى يرقات باكونيد يمتد المعى الخلفى من خلال فتحة الشرج ويلتوى مكوناً مثانة زعنفية،وهذه قد تنمو فى أنواع مختلفة ولكنها فى البعض منها مثل Apenteles تكون رقيقة الجدار نسبياً ومتصلة اتصالا وثيقا بالقلب (شكل ٢١-٦) حتى يتاح للأكسجين الذى يمر منه أن ينتقل سريعاً ويزود به الجسم . وفى مثل هذه الحشرات تكون المثانة مسئولة عن نحو ثلثى عملية التبادل الغازى.وعندما يمتلىءالجهاز القصبى بالهواء قد تنمو تحت الجليد فوراً شبكة من القصبات الهوائية تزيد من سهولة عملية انتشار الغازات من السطح . وفى حالة حشرة Chryptochaelum iceryae (من ثنائية الأجنحة) وهى طفيل على الحشرات القشرية يوجد زوج من الخيوط الزعنفية يصل طولها فى العمر اليرقى الثالث عشرة أمثال طول الجسم وتغلف هذه الخيوط بالقصبات الهوائية.وعادة ما تتشابك هذه الخيوط مع القصبات الهوائية للعائل وبذلك نجد السبيل إلى ممر سهل لنقل الأكسجين إلى الطفيل .

وبعض الحشرات خاصة المسنة نجد أن اليرقات النشطة النمو ذات الاحتياجات الكبيرة من الأكسجين تتصل بالهواء الخارجى أما من خلال جدر جسم العائل أو عن طريق جهاز التنفسى.وغالبية هذه الحشرات إما أن تكون

ذات جهاز تنفسى به الزوج الأخير من الثغور التنفسية مفتوحاً أو ذات جهاز تنفسى توجد ثغوره التنفسية فى الحلقتين الصدرية الأولى والبطنية الأخيرة بحيث تعتمد هذه الحشرات الطفيليةاعلى استخدام الثغور التنفسية الخلفية فى الحصول على ما يلزمها من الأكسجين.وتتصل يرقات Chalcid (من غشائيات الأجنحة) بالخارج بدءاً من عمرها اليرق الأول فصاعداً بواسطة شريط بيضى أجوفاً ينفذ من خلال جسم العائل وتفتح الثغور التنفسية الخلفية لليرقة فى النهاية الداخلية للشريط،وبذلك تتصل بالجو الخارجى . وكثير من يرقات التاكينيد (من ثنائية الأجنحة) التى تتطفل على الحشرات الأخرى تثقب الجهاز القصبى لتحصل على الأكسجين،أو تثقب جدار جسمه حيث تبرز منه ثغورها التنفسية الخلفية مما يثير بشرة العائل ويجعلها تنمو وتنتشر حول اليرقة وتحيط بها تماماً وتفرز غشاء جليدياً رقيقاً . وتتنفس يرقة Melinda (من ثنائية الأجنحة) وهى تتطفل على القواقع – عن طريق دفع ثغورها التنفسية للخارج من خلال الفتحة التنفسية للقوقع .

وأحياناً تتصل طفليات الحيوانات الفقارية بالجو الخارجى كذلك؛فمثلا تحفر يرقة Cordylobia (من ثنائية الأجنحة) فى جلد العائل محدثة به ورما موضعياً،ولكنها تحتفظ دائماً بفتحة للخارج تخرج منها ثغريها الخلفيين



شكل (٢١-٦) (أ) يرقة Apanteles واضح بها المثانة الزعنفية . (ب) قطاع طولى فى المثانة (عن وجليز ورث 1965)

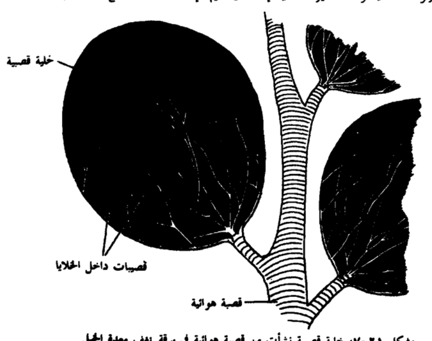
٢١-٤ الهيموجلوبين Haemoglobin

ليس للغالبية العظمى من الحشرات خضابيات تنفسية ،ولكن يوجد فى دم القليل منها سائل الهيموجلوبين،ومن الأمثلة الواضحة على ذلك اليرقات المائية للهاموش والحشرات القريبة منه مثل البقة المائية Anisops واليرقات الطفلية الداخلية للنغف Gastrophilus (من ثنائية الأجنحة) .

ويبلغ الوزن الجزيئي لهيموجلوبين الهاموش ٣١,٤٠٠ ولهيموجلوبين النغف نحو ٤٣,٠٠٠ وهذا الوزن الجزئى يقدر بنصف مثيله فى هيموجلوبين الفقاريات ويدل على أنه يحتوى على مجموعتين من الهيم فقط . ولهذا الهيموجلوبين فاعلية أكبر بكثير منها فى حالة هيموجلوبين الفقاريات ويختلف هيموجلوبين Anisops عن ذلك حيث أنه ليس له إلا مقدرة ضعيفة على حمل الأكسجين، وهذا يفسر عدم تشبعه خلال الغطس حتى لو كان الغطس فى مياه جيدة التهوية .

الهاموش : يعيش الهاموش فى الطين تحت المياه الراكدة، والتى تكون عادة فقيرة فى الأكسجين، وللهيموجلوبين فى يرقات الهاموش فائدته العظمى لتعويض النقص فى أكسجين البيئية المحيطة بسرعة وفاعلية حينما تتوقف عمليات الرى ويركد الماء . يكون للهيموجلوبين القدرة على أخذ الأكسجين وتوصيله إلى الأنسجة بسرعة مما هو واقع فى حالة المحاليل البسيطة الموجودة فى دم الحشرات، وخاصة عندما يكون محتوى الماء من الأكسجين منخفضاً وتحت هذه الظروف فإن الهيموجلوبين يستمر فى حصوله على الأكسجين من الماء، وتوصيله إلى الأنسجة، ولهذا فإنه لا يمكن له أبداً أن يتشبع بالأكسجين، وبذلك تتمكن يرقات الهاموش من الحياة فى مثل هذه الظروف، ولا تتأثر بنقص الأكسجين فى الوسط المحيط بها .

النغف : يعيش العمر الثالث ليرقة النغف كطفيل داخلى داخل معدة الخيل والأطوار اليرقية الأولى للنغف تحتوى على الهيموجلوبين ذائبا فى الدم ولكن فى العمر الثالث يصبح الهموجلوبين مركزاً فى خلايا قصبية كبيرة وتمتد من الثغور التنفسية الخلفية أربعة أزواج من الجذوع القصبية ثم تستدق وتعطى فروعاً قصيرة على مسافات بطول تلك الجذوع ويتفرع كل فرع إلى عديد من القصيبات (شكل ٢١-٦) التى تعمل داخل خلية قصبية وبداخل معدة الحصان لا تتلقى اليرقة الا مددا متوسطاً من الهواء من خلال فقاعات الهواء الموجودة بالطعام وعن طريق هيموجلوبين الخلايا القصبية تتمكن اليرقة من الحصول على قدر من الأكسجين أكبر مما تحتاجه لمتطلباتها المتوسطة. ولكن لكى تستخدمه فيما بعد إذا ما استعصى حصولها على الهواء . ويسهل الهيموجلوبين لليرقة استعمال قدر أكبر من الأكسجين ولكن المخزون منه يكون صغيراً للغاية إذ لا يكفيها إلا لمدة ٤ دقائق (Keilin and Wany 1946)



(شكل ٢١-٧) خلية قصبية نشأت من قصبة هوائية فى يرقة نغف معدة الخيل

الفصـــل الثانـــى والعشـــرون

اخراج المركبات النيتروجينية وتنظيم الأملاح والماء

NITROGENOUS EXCRETION AND SALT AND WATER REGULATION

تمارس الخلية نشاطها من خلال وسط معين . وبالتالى فإنه من الأمور الهامة أن تكون محتويات كل خلايا الحيوان بوجه عام فى حالة توازن ما أمكن . وهذا يستند على الحفاظ على مستويات ثابتة من الأملاح والماء والضغط الأسموزى فى الدم ، والتخلص من المخلفات النيتروجينية السامة الناتجة من أيض البروتين . ويقوم الجهاز الإخراجى بالدور الأعظم فى هذا الاتجاه .

٢٢-١ الأعضاء الإخراجية Excretory organs

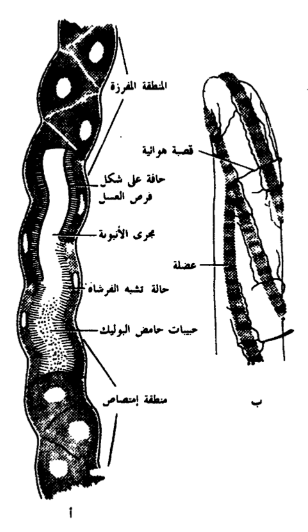
يتركب الجهاز الإخراجى النموذجى فى الحشرات من أنابيب ملبيجى والأمعاء والمستقيم وقد تم وصف الأمعاء والمستقيم فى الفصل الثالث .

٢٢-١-١ أنابيب ملبيجى

أنابيب ملبيجى أنابيب طويلة رقيقة نهاياتها مغلقة (عمياء) تخرج من الأمعاء قرب التقاء المعى الأوسط بالمعى الخلفى، وتمتد سائبة فى تجويف الجسم. وفى بعض الحشرات، مثل خنفساء Necrophoras (من غمدية الأجنحة) تخرج هذه الأنابيب من المعى الأوسط بينما تخرج من الجزء الأمامى للمعى الخلفى فى اليرقات. وقد تفتح كل أنبوبة بفتحة مستقلة فى الأمعاء، وقد تنقسم إلى مجموعات تصب كل منها بفتحة مشتركة فى الأمعاء (شكل ٢٢-٣). وفى حشرة *Carausius (phasmidae)* يوجد ثلاث مجموعات واضحة من أنابيب ملبيجى ، مجموعة علوية ومجموعة سفلية من الأنابيب تخرج من منطقة التقاء المعى الأوسط بالمعى الخلفى ، ومجموعة تفتح فى المعى الأوسط . ويوجد اختلاف هستولوجى بين المجاميع المختلفة .

ويبلغ سمك الأنبوبة خلية واحدة مع وجود خلية أو أكثر تحيط بمجرى الأنبوبة . وترتكز خلايا الأنبوبة على غشاء قاعدى متين للخارج حيث يتكون فى الحشرات مستقيمة الأجنحة وبعض الحشرات الأخرى من شرائط من الألياف تلتف حول الأنبوبة فى شكل لولبى .

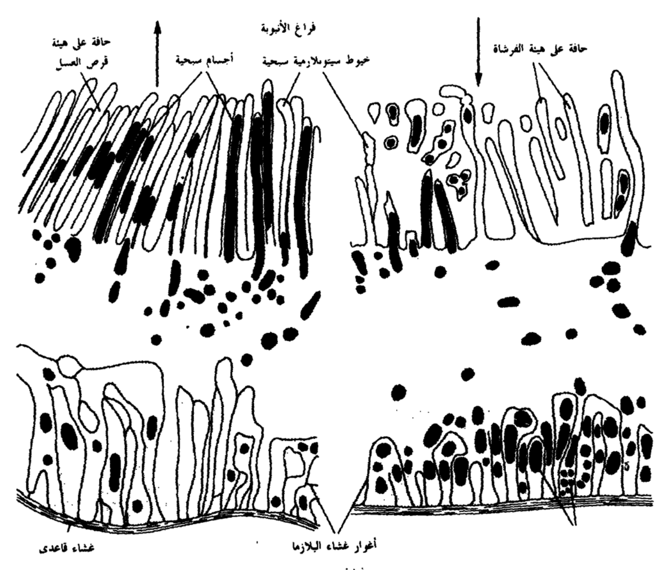
وتمتاز أنابيب ملبيحى فى كل من Rhodnius وحرشفيـة الأجنحة وثنائية الأجنحة عموماً بخلوها من العضلات سوى سلسلة من الألياف الطولية تقريباً ، بينما يوجد غلاف عضلى متصل بأنابيب الملبيحى فى كل من غمدية الأجنحة وشبكية الأجنحة وهذه العضلات تسبب تحرك الأنابيب حركة رتيبة فى الدم.وفى نفس الوقت تؤدى إلى تحرك السوائل فى الأنابيب ذاتها . ويوجد خارج العضلات غلاف بريتونى مكون من خلايا برعمية قصبية tracheo blasts.ويوجد نموذج من الخلايا التى تتكون منها أنابيب ملبيحى فى حشرة *Rhodnius* وبعض الحشرات الأخرى (شكل ٢٢-١أ) ففى أقصى الأجزاء القاعدية للأنابيب تتشكل الحواف الحرة للخلايا على هيئةخيوط سيتوبلازمية يصلى طولها من ٣إلى ١٠ ميكرونات ،وهى تصطف متلاحقة تماماً مع بعضها مكونة ما يسمى بحافة قرص العسل (شكل ٢٢-٢أ) وتفتح حواف الخيط قليلاً أثناء فترات النشاط الإفرازى.والنموذج الآخر من هذه الخلايا هو المسمى بحافة الفرشاة، وهذا الأخير يتكون أيضا من خيوط سيتوبلازمية ولكن هذه الخيوط تنفصل عن بعضها بمقدار عرض كل منها وهى مرتبة ترتيباً منظماً أقل أو أكثر من خيوط حافة قرص العسل.ويختلف طول خيوط حافة



(شكل ٢٢ ـ ١) أ جزء من أنابيب ملبيحى فى بقة Rhodnius توضح إتصال المنطقة الإفرازية القاعدية فى الخلايا ذات حواف قرص العسل مع المنطقة القريبة ذات الخلايا المتصلة الفرشية الحواف ب ـ نهايات أنابيب ملبيحى فى النحل توضح العضلة اللولبية والقصبات الهوائية التى تغذيها

الفرشاة من حين لآخر بما يتراوح بين ٧ ميكرون إلى ٤٠ ميكرون ويغور الغشاء البلازمى فى المناطق القاعدية للخلايا بعمق داخل الخلايا ، وتكون هذه الأعمار أكثر تعقيداً فى الخلايا الشبيهة بحافة قرص العسل ويزيد وضوح الميتوكوندريا (الأجسام السبحية) خاصة فى خيوط حافة قرص الشمع ولكنها فى الخلايا الأكثر قرباً تكون أكثر عددا فى الطبقات القاعدية وذلك لنشاط البلازما .

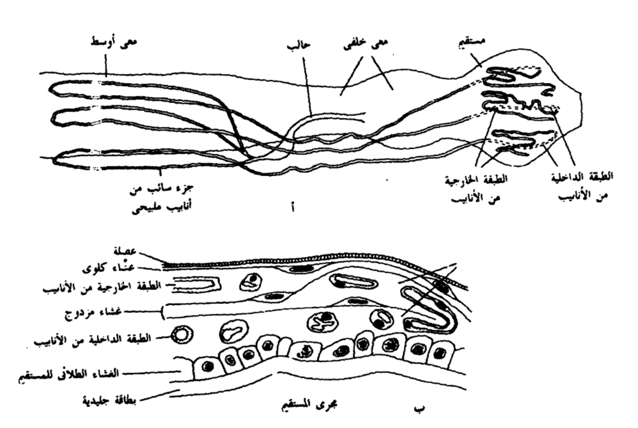
ومن المعتقد أن هذا الفرق فى التوزيع قد يشير إلى مواقع مختلفة لمقدمات الطاقة القصوى مع الاختلاف فى نقلها . (وحلزورت وساليز ١٩٦٢أ) . وتحتوى خيوط النموزجين من الخلايا أيضاً على سلاسل من الحويصلات التى تعد أجزاء من شبكة الإندوبلازم .



(شكل ٢٢ ـ ٢ أ) قطاع فى خلية فى المنطقة القاعدية لقناة ملبيحى فى بقة رودنيس توضح الخيطو السيتوبلازمية المنتظمة لحافة قرص العسل . ب ـ قطاع فى خلية المنطقة القريبة . الأسهم تشير إلى اتجاه الإفراز (عن وجلسورث وسباليتر ١٦٢ ـ أ) .

وتختفى أنابيب ملبيجى فى كل من الكولمبولا والمن ، وتمثل بملابس فقط فى كل من دبليورا وبورتيورا واستربسيترا ، ولكنها توجد فى جميع أنواع الحشرات الأخرى ، ولو أن عددها يتراوح مابين أثنين فى الحشرات القشرية إلى نحو ٢٥٠ فى الجراد ، وقد يزيد عددها أثناء النمو البعد جنينى وينشأ عن وجود أنابيب ملبيجى بأعداد ضخمة زيادة المسطح الكلى زيادة عظيمة مما يسهل تبادل المواد مع الدم ، فيوجد فى الصرصور الأمريكى مثلاً ٦٠ أنبوبة منها يبلغ سطحها الكلى نحو ١٣٢,٠٠٠ مم٢ .

وفى الكثير من غمدية الأجنحة واليرقات الحرشفية الأجنحة يلتحم الجزء القاعدى من أنابيب ملبيجى التحاماً وثيقاً مع المستقيم مكوناً طبقة ملتفة فوق سطحه (شكل ٢٢ ــ ٣أ) (Ramasy, 1964 1967) يطلق عليها **الكلى الحويصلة** . وفى خنفساء التنبريو تشكل أنابيب ملبيجى طبقة منفردة ، ولكنها فى حالة أخرى تمر أسفل الطبقة العضلية للمستقيم ، ثم تنثنى على نفسها لتشكل طبقة خارجية شديدة الالتفاف حول نفسها . وتنفصل الطبقات الخارجية من الأنابيب عن الطبقات الداخلية منها بواسطة غشاء مزدوج مكوناً من خلايا رقيقة ثم تغطى الطبقات الخارجية من الخارج بواسطة غشاء منفرد يسمى الغشاء **الحول كلوى** ، ثم يلى هذا عضلات المستقيم (شكل ٢٢ ــ ٣ ب) .



(شكل ٢٢ ــ ٣) التنظيم الكلوى الحوصلى لأنابيب ملبيجى فى يرقة Aglais urticae (Lepidoptera)
(أ) تنظيم عام يوضح الارتباط الوثيق بين النهايات للأنابيب مع المستقيم .
(ب) قطاع فى المستقيم والأنابيب المتصلة به .

والغشاء الحول كلوى غشاء منفذ نسبياً ولكنه فى حالة خنفساء التنبريو على الأقل لايتداخل مع القناة الهضمية من الأمام بل يشكل ردباً (كُما) محكما حولها ويرشح الماء من هذا التجويف المحيط إلى الدم . وربما انقسم هذا التجويف المغلق الذى ونه الغشاء الحول كلوى بواسطة أغشية أخرى وهذه الأغشية لاتكشل حواجز فعالة . وترتبط قنوات ملبيجى على أبعاد مختلفة بالغشاء الحول كلوى بواسطة خلايا خاصة **تُسمى الحواجز الرقيقة** . يختص التنظيم الكلوى الحوصلى بالحصول على الماء من المستقيم ، ولذا فهذا التنظيم غير موجود فى غالبية الحشرات المائية .

٢٢-١-٢ الخلايا الكلوية

توجد الخلايا الكلوية أو الخلايا التامورية Pericardial أو napheocytes كخلايا منفردة أو متجمعة فى مجموعات فى أجزاء شتى من الجسم وقد تكون ضخمة الحجم كما فى يرقات الحشرات ثنائية الأجنحة أو تكون صغيرة وعديدة . وعادة ماتحتوى على أكثر من نواة . وتوجد هذه الخلايا عادة فوق مسطح القلب أو مستقرة فوق الحاجز التامورى Pericardial Septum أو على العضلات الجناحية . وفى حالة يرقات أودوناتا Odonata توجد هذه الخلايا مبعثرة فى الجسم الدهنى . وبالإضافة إلى ذلك فى حالة القمل Pediculus . توجد على جانبى المرىء .

وفى حالة يرقات Cyclorrohapha تشكل هذه الخلايا سلسلة واضحة تمتد من الغد اللعابية (شكل ٢٢ ــ ٤) وتمر الخلايا الكلوية فى سلسلة من مراحل النمو ، ففى الدورسوفيلا أتضح أنها تنمو من أجسام صنوبرية توجد داخل أغوار الغشاء البلازمى العميقة ، ويعتقد انه وهى فى هذا الوضع لها القدرة على تخليص الدم تخليصاً مباشراً من الخلفات المعقدة . وفى داخل الخلية ، يعتقد بأن الأجسام الصنوبرية تتحد وتتبلور محتوياتها وعندئذ تتحلل البلورات وتتجمع نواتج تحليلها فى فجوات كبيرة يتم إفرازها فى الدم (Mills and Kug 1265) .

ويعتقد أن محصلة هذا النشاط هو تحويل المخلفات إلى شكل من الأشكال التى يمكن معالجتها بواسطة طرق الأيض الطبيعية . ويعتقد البعض أن الخلايا الكلوية تلعب دوراً فى أيض البروتين والليبوبروتين .

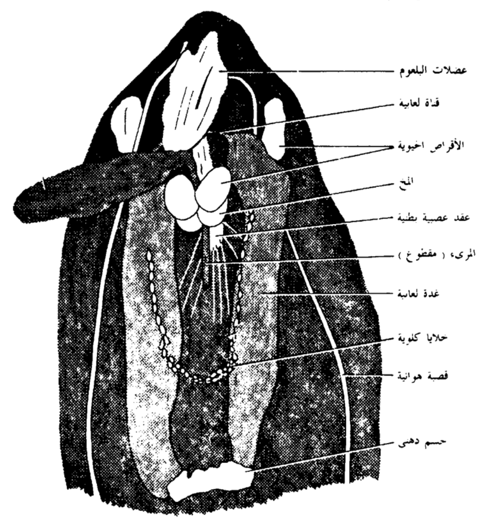
وتقوم الخلايا الكلوية أيضاً بتخليص الدم من الأجسام الغروية كما تقوم بدور فى التحكم فى ضربات القلب .

٢٢-١-٣ الإخراج عن طريق الأمعاء

فى حالة الصرصور الأمريكى لاتحتوى قنوات ملبيجى على حامض بوليك ، ولكن توجد ذرات من حامض البوليك فى جدار الجزء الخلفى من الأمعاء وكذلك فى محتويات المعى الخلفى . وهذا يدعو إلى الاعتقاد بأن المعى الخلفى قد يكون له وظيفة إخراجية . ووجد حامض البوليك أيضاً فى المعى الأوسط ليرقات الحشرات غشائية الأجنحة ، حيث ينطبق المعى الأوسط على المعى الخلفى وكذلك فى المعى الأوسط ليرقات Lucilia وعدد آخر من أنواع اليرقات هذا رغم إنه ربما كان ظهور بلورات البوليك فى هذه الحالة ناتجة من قنوات ملبيجى .

وبعض الحشرات تقوم بإخراج الأمونيا التى يبدو إنها تمر مباشرة فى القناة الهضمية دون أن تذهب إلى قنوات ملبيجى . وفى يرقات ذباب Blow Fly مثلاً ، تتكون الأمونيا فى المعى الأوسط ، ثم يعاد امتصاصها وتمر عن طريق

الدم إلى المعى الخلفى ، بينما فى الحشرات المائية قد تفرز الأمونيا مباشرة فى المستقيم ، وتستخلص الأصباغ والأيونات المختلفة من الدم بواسطة أجزاء من الأمعاء فى حشرات شتى (Weterhouse and Day, 1953) .



(شكل ٢٢ ــ ٤) تشريح الجزء الأمامى للقناة الهضمية ليرقة الذباب الأزرق فى العمر الثالث توضح سلاسل الخلايا الكلوية الموجودة بين الغدد اللعابية ــ قطع المرىء بجوار المخ مباشرة .

٢٢-١-٤ أعضاء أخرى تشترك فى عملية الإخراج

فى حالة كوللمبولا (حيث لاتوجد أنابيب ملبيجى) تقوم بالإخراج غدد موجودة فى الرأس فتحاتها عند قاعدة الشفلة السفلى . وتتركب من فص علوى يتبعه تيه ملتف ذو غدة تفتح فى القناة الخارجية (شكل ٢٢ ــ ٥) . وهذه الغدد تستخلص الأصباغ من الدم ويعتقد أن لها وظيفة إخراجية .

وهناك بعض الشواهد التى تدل على أن الغدد الشفهية فى الحشرة اليافعة من جنس Hylohora قد تمكن الحشرة من التخلص من الماء الزائد وتخرجه عن طريق ثقب فى منتصف الشفة السفلى ، وقد يفيد أيضاً فى تنعيم حرير نفق الخروج من الشرنقة (Edwards, 1964) .

وفى الصرصور Blatella وعدد قليل آخر من أنواع الصراصير يدخل حامض البوليك كجزء من إفرازات الغدد الإضافية فى الذكر ، وحيث يجرى تخزينه على فترات ، ثم يصب فوق الأكياس الحاملة للحيوانات المنوية أثناء الجماع .



(شكل ٢٢ ــ ٥) الغدد الشفهية فى كوللمبولا (وجلزوورث ١٩٦٥)

٢٢-٢ الإخراج النيتروجينى Nitrogenous excretion

٢٢-٢-١ النواتج الإخراجية

الأمونيا هى المنتج الرئيسى النهائى لعملية الأيض النيتروجينى ، ولكنها تمتاز بالسمية الشديدة حتى المحاليل المخففة للدرجة القصوى منها ، وعليه فإن الأمونيا هى الوحيدة التى تقوم الحشرات بإخراجها مهما كانت كميتها فى أى إمداد وفير من المياه ، مثل تلك الحشرات التى تعيش فى المياه العذبة والأخرى ، مثل يرقات ذبابة Blow Fly التى تعيش فى بيئات مشبعة بالرطوبة .

وبالنسبة للحشرات الأرضية ، تكون المحافظة على الماء من أشد الضروريات ، وعليه فيجب ألا يفقد منه فى عملية الإخراج إلا النذر اليسير .

وعليه فقد كان من الضرورى هنا إنتاج مادة أقل سمية من الأمونيا حتى يمكن التخلص منها باستخدام أقل مقدار من الماء . وهذه المادة هى حامض البوليك ، فهو بالإضافة إلى كونه عديم الضرر ، فهو أيضاً شحيح الذوبان إلى

درجة كبيرة ، ولذا فهو يميل إلى التبلور من السوائل والرجوع إلى حالة الصلابة فيصبح مركباً إخراجياً عديم السمية . وأكثر من ذلك فحامض البوليك يحتوى على إيدروجينا أقل من كل ذرة من النيتروجين عنه فى أى مركب نيتروجينى آخر تنتجه الحيوانات . ولما كان الإيدروجين مستخرجاً من الماء ، فهذا يعنى أن الماء لايدخل فى تركيب حامض البوليك إلا بأقل قدر . وبسبب ميزات حامض البوليك المتعددة . فإن معظم الحشرات الأرضية تخرج مابين ٨٠ ـ ٩٠/ من توالفها النتيروجينية فى صورة حامض بوليك . ويوجد حامض البوليك عادة فى الصورة الحرة ثم مايلبث أن يكوِّن نحو ٨٠ ـ ٩٠/ من الكريات البولية التى تشكل فى أنابيب ملبيحى فى حشرة رودنيس . ويرقات حشرة ***Tinea*** (من حرشفية الأجنحة) توجد على صورة بولات الأمونيوم بينما يوجد فى البراز الجنينى لحشرة ***Deilephila***(من حرشفية الأجنحة) كمية كبيرة من بولات البوتاسيوم . وقد توجد مركبات أخرى تكوِّن أحياناً الجزء الأكبر من المخلفات النيتروجينية وذلك تبعاً للظروف الخاصة بحشرات معينة . وعلى سبيل المثال تقوم حشرة ***Dysdrus*** (مختلفة الأجنحة) بإفراز قدر كبير من اللّانش ، وليس من حامض البوليك بالرغم من وجود الأخير في الدم . توجد عادة كمية من حامض اللانتويك في البراز الجنينى لحرشفية الأجنحة وتخرج غالبية المخلفات النتروجنية على هذه الصورة أكثر منها فى صورة حامض بوليك (Razet, 1956) وتوجد اليوريا عادة ولكن بكميات صغيرة نسبيا . وبخلاف تلك المخلفات النهائية لعملية الأيض توجد كميات نيتروجينية أخرى ضمن المواد الإخراجية . فمثلاً في حشرة Glossina يوجد الأرجنين والهستيدين اللذان يستخرجات من دم العائل دون أن يعتريهما أى تغير بعد عمليات الإمتصاص . وتحتوى هذه المركبات على كمية كبيرة من النيتروجين ويستلزم للتخلص منها قدر كبير من الطاقة إذا ما تم أيضها بالطرق الطبيعية . وتوجد أيضاً كميات صغيرة من الأحماض الأمينية والبروتينات التى لم يتم امتصاصها فى المستقيم .

٢٢ - ٢ - ٢ ميكانيكية الإخراج .

يمر حامض البوليك خلال أنابيب ملبيحى مع غيره من مكونات الدم وربما كان إخراجه نشطاً ، ولكن لم يتأكد ذلك بل من المحتمل أن ترتبط فى حركته بالحركة النشطة للبوتاسيوم . وفى حالة حشرة ***Rhodnius*** يعتقد أنه يفرز على صورة بولات البوتاسيوم . وأكثر ما يحدث هذا فى الأجزاء القاعدية من الأنابيب والتى تحفها حافة قرص العسل ، وفى حشرات أخرى مثل Caraisius وجد أن الأنبوبة بكاملها لها القدرة على الإفراز .

وتبعاً لذلك يتم إعادة امتصاص الماء والأملاح بدرجة كبيرة أو صغيرة فى الأجزاء الطرفية للجهاز ، بينما يطرد حامض البوليك والبولات للخارج . وفى حالة حشرة ***Rhodnius*** والحشرات الأخرى التى تتميز أنابيب ملبيحى بها بتركيب تشريحى مختلف تتم هذه العملية فى الأجزاء الطرفية لأنابيب ملبيحى ، فتظهر كريات البولات أولا عند قواعد الخيوط المكونة للحافة الشبيهة بالفرشاه . وفى حالة حشرة ***Caravsins*** يظهر معظم حامض البوليك فقط فى المستقيم بينما تكون الأنابيب بكاملها قائمة بالإفراز ولكن حامض البوليك يظهر داخل الأنابيب فى حالة يرقات الحشرات ثنائية الأجنحة مما يدعو إلى الإعتقاد بأن إتجاه الإفراز يتغير بواسطة الخلايا أو أن ذلك يرجع إلى انتشار أنواع مختلفة من الخلايا داخل الأنبوبة . ويكون انفصال كريات البولات مصحوباً بتغير فى الأس الأيدوجينى pH من قلوى ضعيف إلى حامض ضعيف .

ويحمل حامض البوليك بواسطة فيض من الماء من تحت أنابيب ملبيجى إلى المستقيم وبذلك تكون المخلفات النتروجينية معدة للخروج مع البراز من خلال فتحة الشرج . وتتوقف سرعة سريان السوائل أسفل الأنابيب على السرعة التى يمر بها الماء داخلها . وقد تكون سرعة الماء داخل الأنابيب نشطة ، ولكنها ترتبط ارتباطاً وثيقا بحركة البوتاسيوم ، ويعتقد أنه ربما كان هناك بعض التفاعل الاحتكاكى بين جزيئاتهما (Shaw and Stobbatt, 1963) . وتتوقف سرعة حركة البوتاسيوم وبالتالى حركة الماء نسبياً على تركيز البوتاسيوم فى الدم .

٢٢ - ٣ تخزين المواد الإخراجية Storage excretion

قد تعاد المواد التالفة إلى الجسم فى صورة غير ضارة بدلاً من مرورها مع البول . وهذا ما يسمى بالإخراج المخزن . ففى الجسم الدهنى لحشرات كولمبولا والصرصور الأمريكى يوجد خلايا بولية خاصة تحتوى على حامض البوليك ، وتوجد مثل هذه الخلايا أيضاً فى يرقات النحل (من غشائية الأجنحة) . وفى مثل هذه الحشرات تكون أنابيب ملبيجى غير موجودة أو غير عاملة ، ولكن حامض البوليك قد وجد أيضاً ضمن محتويات خلايا أخرى غير متخصصة فى أنسجة شتى فى الحشرات التى تكون أنابيب ملبيجى بها عاملة . وعليه فقد وجدت بلورات حامض البوليك فى الخلايا الدهنية العادية فى بعوض الكيولكس (من ثنائية الأجنحة) وفى الخلايا الدهنية وخلايا البشرة فى اليساريع . فى مثل هذه الحالات ربما كان حامض البوليك وهو الناتج النهائى لعملية الأيض فى هذه الخلايا خاصة . وعليه ففى حالة تحول هذه اليرقات إلى عذارى ، تدفع هذه المخلفات إلى أنابيب ملبيجى حيث تخرج مع البراز الجنينى Meconium ويتواجد حامض البوليك أيضا فى خلايا بشرة حشرة رودنيس أثناء الإنسلاخ ، حيث يتخلص منه عقب كل عملية انسلاخ .

وفى حشرة *Dysdercus* توجد مخازن مستديمة لحامض البوليك فى البشرة حيث يدخل هذا الحامض فى تشكيل النماذج اللونية الخاصة بالحشرة . وتؤدى الزيادة المضطردة فى حامض البوليك أثناء حياة الحشرة إلى ظهور العلامات البيضاء فى الأعمار الأخيرة للحشرة وبالمثل فإن ٨٠٪ من حامض البوليك فى أبى دقيق الكرنب (حرشفية الأجنحة) الذى يتجمع فى طور العذرا يتم تخزينه بصفة رئيسية فى حراشيف أجنحة الحشرة اليافعة . وتخزن يرقات ثنائية الأجنحة الكالسفيرات فى الدهن ، بينما تخزن حشرة رودنيس الحديد الناتج من هضم الهيموجلوبين فى أمعائها فى النسيج الطلائى للأمعاء كما تخزن البلن bilin فى الخلايا الكلوية وتخزن الخلايا الكلوية عموماً جزئيات من مركبات غروية وتحتوى الخلايا الكأسية للمعى الأوسط فى اليساريع ويرقات الحشرات حرشفية الأجنحة على المعادن الثقيلة فى صورة كبريتات .

٢٢ - ٤ تنظيم الماء والأملاح Salt and water regulation

يتراوح المحتوى المائى لجسم الحشرة ما بين ٥٠ إلى ٩٠٪ من وزن الجسم بما فى ذلك الجليد ، وحيث أن المحتوى المائى للجليد منخفض نسبياً فإن المحتوى المائى للأنسجة الحية تكون أعلى من ذلك ونقص المحتوى المائى للحشرة يؤدى بها إلى الهلاك ؛ فمثلاً تموت كل من حشرتى *Rhodnius* و *Tenebrio* إذا ماهبط المحتوى المائى لجسميها من ٧٥ إلى ٦٠ ٪ ويعتبر وجود الأملاح المعدنية فى الأنسجة هام أيضاً ، لافى معادلتها المطلقة فقط ، بل قد تكون

تركيزاتها النسبية هامة أيضاً . وتقوم كل من الأملاح والماء معاً بتوليد مؤثرات شعرية (أسموزية) تتحكم فى توزيع الماء . وعليه فهناك توازن رئيسى ، وبالتالى فإن الوضع داخل الأنسجة يرتبط بذلك الموجود فى الدم وعليه فإن تنظيم الماء والأملاح فى الحشرات يرتبط بالدم .

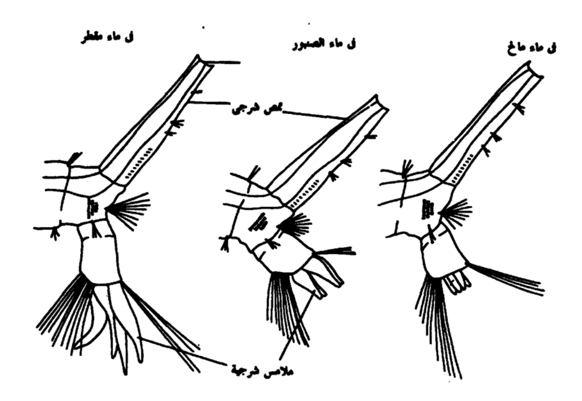
وتختلف مشاكل الحشرات فى تنظيم الماء والأملاح تبعاً لبيئاتها ، حيث يكون للحشرات الأرضية مشاكل مختلفة عن تلك التى تعيش فى الماء العذب أو الماء المالح . والحشرات الأرضية تفقد الماء بالتبخر من جميع سطح الجسم والفتحات التنفسية فضلاً عن فقده فى البول . ولكى تستطيع الحياة ، يجب عليها أن تجعل الفاقد من الماء بهذه السبل فى أضيق الحدود ، كما يجب عليها تعويض الفاقد من مصادر أخرى ، وقد نوقش هذا الموضوع عند استعراض تركيب الجليد والجهاز القصبى .

٢٢ ــ ٤ ــ ١ توازن الأملاح

يتغير توازن الأملاح الموجودة فى دم الحشرات الأرضية تبعا لما تمتصه الحشرة من الأملاح التى توجد فى طعامها . ويتم موازنة هذا الدخل بواسطة أنابيب ملبيجى وما يتبعه من امتصاص الأملاح الإختيارى فى المستقيم . وتستطيع الكثير من الحشرات أن تنظم تركيب الدم بصرف النظر عما يتضمنه الغذاء من أملاح . وفى الغالب يختلف التركيب الأيونى للدم اختلافاً واسعاً عنه فى الطعام ، مما يؤكد قدرة الحشرة الفعالة على تنظيم هذا التركيب ، وكفاءة الجهاز الإخراجى الضخمة الذى يقوم بالعبء الأكبر فى هذا السبيل .

٢٢-٤-٢ حشرات المياه العذبة

تميل حشرات المياه العذبة إلى فقد الأملاح فى الوسط التى تعيش فيه وذلك نتيجة للإخراج ونفاذية الجليد ، ولكن الكمية التى تفقد منها فى الإخراج تنخفض إلى أدنى مستوى حيث تعيد الحشرة إمتصاصها فى المستقيم . ومن المعروف أن الصوديوم والبوتاسيوم ، والكلوريد يعاد امتصاصهم ، وتتم هذه العملية بنشاط فى حالة الصوديوم والكلوريد ، على الأقل ، ويتم تنطيمها تبعاً لتركيب الدم (Shaw and Stobbart, 1963) . وعلى أى حالة فإنه بالرغم من إعادة الامتصاص الكامل لمعظم الأيونات فى المستقيم ، فإن الضغط الأسموزى للسوائل داخل المستقيم لايزيد أبداً عن ٦٠ ٪ من الضغط الأسموزى للدم . ويرجع هذا الضغط الأسموزى المرتفع إلى وجود الأمونيا ــ وربما كانت على هيئة كربونات الأمونيا ــ التى تفرز مباشرة داخل المستقيم . ويمكن لهذه الحشرة الحصول على بعض الأملاح من طعامها ، ولكن بالإضافة إلى ذلك ، فإن لبعض اليرقات القدرة على الحصول على الأملاح من المحاليل المخففة للغاية . وهذا ينطبق على يرقات بعوض الأيدس ويرقات الهاموش التى تحصل على الأملاح عن طريق ملامسها الشرجية . ويزيد حجم هذه الملامس الشرجية فى حالة اليرقات التى تعيش فى محاليل منخفضة التركيز للغاية (شكل ٢٢ ــ ٦) ، حيث يزيد المسطح الكبير لهذه الملامس من قدرة الحشرة على الحصول على الأملاح ، ويمكن الحصول على الأملاح أيضاً بواسطة خياشيم المستقيم فى حالة يرقات Anisoptera ، ولكن لاتتميز كل يرقات المياه العذبة بمثل هذه المقدرة ؛ وعلى سبيل المثال لاتستطيع يرقات Sailis الحصول على الكلوريد بهذه الوسيلة .



(شكل ٢٢ ـ ٦) النهايات ليرقات كيولكس التى تربى فى بيئات مختلفة ، وواضح هنا الاختلاف فى حجم الملامس الشرجية (عن ويجلسورث ١٩٦٥) .

القسم الخامس

الجهاز العصبى والجهاز الحسى

The nervous and sensory systems

الفصـــل الثـالث والعشـــرون

الجهـــاز العصـــبى

THE NERVOUS SYSTEM

الجهاز العصبى هو جهاز توصيل يؤكد سرعة أداء الوظيفة والتعاون بين المؤثرات ، وتحويل الاستجابة للمؤثرات وفقا لما تزوده بها الأعضاء الحسية الخارجية (المحيطية) . والوحدة الأساسية فى الجهاز العصبى هى الخلية العصبية nerve cell التى يخرج منها زوائد طويلة أو محاور عن طريقها تنتقل النبضات العصبية . وتتجمع أجسام الخلايا العصبية لتكون العقد العصبية gangliaبينما تكوّن حزم المحاور axons الأعصاب nerves .

ويدخل فى تركيب الجهاز العصبى مكونات أخرى تصاحب الخلايا العصبية وتختص بتغذيتها والدعم الميكانيكى لها . ويتكون الجهاز العصبى المركزى Central nervous system من المخ Brain ، ويقع فى المنطقة الظهرية فى الرأس ، وسلسلة بطنية من العقد الحلقية التى تخرج منها الأعصاب إلى أعضاء الحس الخارجية (المحيطة) والجهاز العضلى . ويوجد جهاز فمى معوى Stomatogastric System ، يتركب من عدد من العقد العصبية الصغيرة تتصل بالمخ والأعصاب الموصلة وتتحكم فى حركة القناة الهضمية .

والتوصيل العصبى خلال محور عصبى عملية كهروكيميائية تتأثر بتركيب السائل الذى يمر فى الأعصاب . ولكن المحاور لاتكوّن نظاماً مستمراً ، وتنفصل المحاور المتتالية عن بعضها بفجوات تظهر معظم صغيرة . وتدخل حركة الكيماويات فى انتقال النبض أو السيال العصبى impulse خلال هذه الفجوة إلى المحاور التالية . وتظهر معظم النبضات نتيجة لتنبيه أى عضو حسى sense organ ، وتلف بعض الخلايا العصبية تعطى نبضات تلقائياً .

٢٣-١ تركيب الجهـــاز العصبى Structure of the nervous system

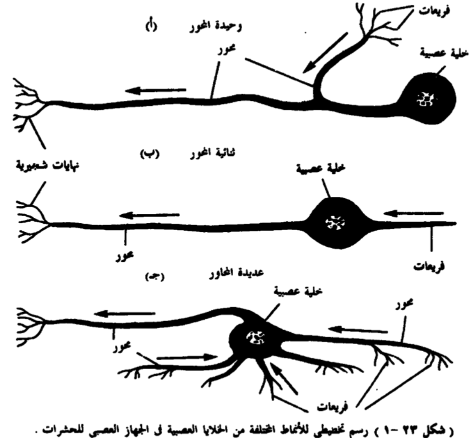
٢٣-١-١ الخلية العصبية

الخلية العصبية هى المكون الأساسى للجهاز العصبى، وهى عبارة عن خلية جسمية تحتوى على النواة ، وزوائد سيتوبلازمية طويلة تمتد لتتصل مع خلية عصبية أخرى . ويسمى جسم الخلية العصبية الجسم Soma أو المحيط بالنواة Perikaryon ، بينما تسمى الامتدادات السيتوبلازمية بالمحاور العصبية (axons) . وعادة مايكوّنَ المحور العصبى فروعا وفريعات Collaterals وتنتهى بفريعات شجرية *arborisation* . وينتقل النبض العصبى *nerve impulse* من خلية لأخرى خلال المحاور . وكل جزء من خلية عصبية يكون متخصصاً فى استقبال التنبيه الذى ينشط التوصيل فى المحور .

وتعرف هذه الأجزاء بالفريعات dendrites وهى تمتد مباشرة من الخلية العصبية أو تمثل النهاية البعيدة (الطرفية) للمحور ، وفى تلك الحالة لايوجد فرق تشريحى بين المحور والفريعات . ويسمى الجانب الذى ينتقل فيه تأثير خلية عصبية لأخرى بالشبك العصبى synapses وأغلب الخلايا العصبية الوحيدة القطب monopolar لها محور عصبى واحد يمتد من الخلية العصبية (شكل ٢٣ ــ ٣١) ، ولكن الخلايا الحسية المحيطية (الخارجية) تكون ثنائية القطب bipolar ، ذات فريعات قصيرة تستقبل التنبيه من الجو ، ويمتد المحور الرئيسى proximal axon حتى العقدة العصبية المركزية (شكل ٢٣ ــ ١ ب) .

وبعض الخلايا الحسية عديدة المحاور (شكل ٢٣ – ١ج) وتكون موجودة فى عقدة تحت المخ hypocerebral والعقدة الجبهية Frontal ، وتكون كذلك متصلة بالمستقبلات الحسية المطاطة Stretch receptor .

وتوجد الخلايا الحسية التى تختص باستقبال التنبيه خارجية (محيطية) تمتد فريعاتها حتى الجليد والمحاور الموصلة إلى الجهاز العصبى المركزى ، ولذلك تسمى المحاور الحسية أو الموصلة afferent or sensory axon . وتوجد أخرى تصل بين الجهاز العصبى المركزى والعضو الذى يؤثر فيه وتسمى بالألياف المصّدره أو المحركة efferent or motor fibres . وتقع خلاياها فى العقد العصبية للجهاز العصبى المركزى . وقد تتصل الألياف الموصلة مباشرة مع ألياف مصّدرة ، ولكن غالباً ماتوجد خلية عصبية أو أكثر وسيطة Internuncial interneurons وهى توصل بين الاثنين .

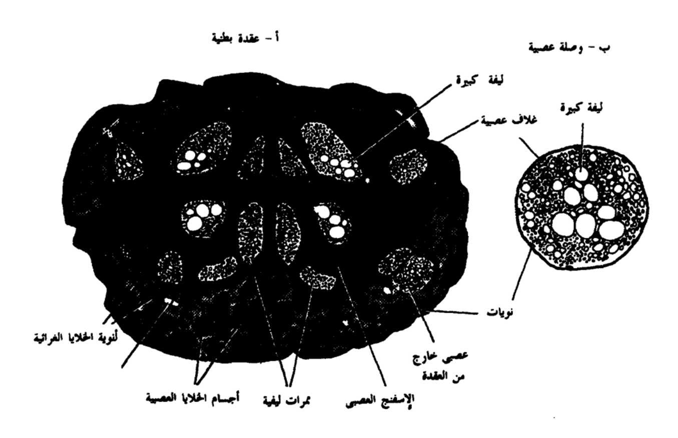


(شكل ٢٣ –١) رسم تخطيطى للأنماط المختلفة من الخلايا العصبية فى الجهاز العصبى للحشرات .
الأسهم توضح اتجاه التوصيل العصبى

ولاتوجد أجسام الخلايا العصبية منفردة ولكنها تتجمع لتكّون الجهاز العصبي المركزى . وتشتمل على الجهاز العصبي المركزى مع الأعصاب الخارجية والجهاز العصبي الفمى المعوى Stomatogastric n.s. . ولأغلب الحشرات اليافعة جليد خارجي صلب ، ولايوجد له أعصاب تحت البشرة ، ولكن توجد فى بقة Rhodnius (مختلفة الأجنحة) ، على الأقل ، محاور عصبية مفرزة neurosecretory axons مكّونة من كتلة العقدة العصبية البطنية وتمتد إلى جدار البطن وتخترق الغشاء للبشرة ، ولكن توجد أعصاب تحت البشرة فى اليرقات ذات الجليد الرقيق التى تتكون من ألياف الخلايا العصبية عديدة المحاور .

٢٣-١-٢ الجهاز العصبي المركزى

تتجمع أجسام الخلايا العصبية المحركة والوسيطة (الموصلة) لتكّون العقد العصبية حيث تتجمع فى المحيط . ويشغل المادة العصبية النخاعية neuropile مركز العصبية ومركب من الأعصاب الموردة ، وألياف وسيطة ومصدرة ومركبات غرائية glial elements قد تُوجه مجموعات من الألياف خلال المادة العصبية النخاعية مكونة مايسمى بالممر الليفى Fibre tract ولاتوجد أى خلايا عصبية فى المادة العصبية النخاعية .



(شكل ٢٣ - ٢) مقطع عرضى أ - العقدة البطنية ب - وصلة بين عقدية بطنية فى الصرصور (رويدر ١٩٥٣ ، ١٩٦٣)

ويوجد فى جنين كثير من الحشرات زوج من العقد العصبية فى كل حلقة من حلقات الجسم ، وهى تعطى دائماً بعض الرؤية عن الجهاز العصبى البدائى قبل خروج الحشرات من البيض ومايحدث به من تطور بعد جنينى والعقدة العصبية الأمامية هى المخ أو العقدة المخية وتقع أعلى المرىء وفى منطقة الرأس وهى تضم واحدة أو أكثر من العقد العصبية حسب عدد حلقات الرأس . ويمتد منها زوج من الوصلات على جانبىء المرىء تتصل بأول عقدة عصبية فى سلسلة من العقد تقع فى الجهة البطنية فى التجويف الدموى haemocoel

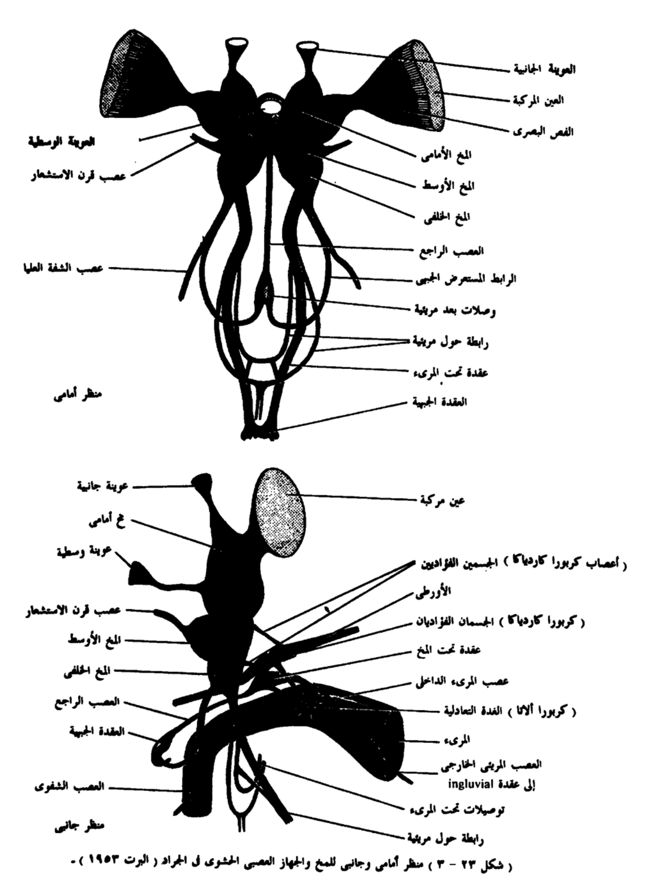
وتتصل العقد العصبية مع بعضها بموصلات connectives تتكون من محاور وخلايا مدَعَّمة (شكل ٢٣ — ٢ ب) ، بينما يمتد فروع من كل عقدة عصبية إلى الأعضاء الحسية المحيطية (الخارجية) والأعضاء المحَّركة ، والأعصاب المحيطية peripheral nerves . وهى عبارة عن تجمع الألياف العصبية الحسية والمحركة (شكل ٢٣ — ٥) . وفى بعض الحالات على الأقل يحتوى الجزء الظهرى من كل جزء عصبى على ألياف محركة ، بينما الجزء البطنى يحتوى على ألياف حسية . وتحتوى أعصاب قليلة (مثل تلك التى تخرج من العقد البطنية إلى القرون الشرجية فى الصرصور) على ألياف حسية . ويعتقد أن المحاور فى أغلب الأعضاء الحسية فى الحشرات تمتد إلى العقد العصبية للحبل العصبى المركزى بدون شبَك عصبى ، على الرغم من أن المحاور قد تتصل بعدد من الخلايا لتكون محورا مركبا . فى قرن استشعار حشرة Rhodnius (حيث تكُون محاور ٤٠٠٠ إلى ٥٠٠٠ شعرة حسية من أنماط مختلفة) تتجمع المحاور فى النهاية وتتصل الأطراف مع بعضها لتكون حوالى ٣٠٠٠ محورا مركبا . أما فى قرون استشعار دودة الحرير ، فتبقى جميع المحاور الحسية منفصلة (بوبك وآخرون ١٩٦٥) .

وتقع مستقبلات الحس الكيماوى على الملمس الشفوى فى شبكية الأجنحة ذات الخلايا العصبية عديدة المحاور التى تتصل بالجهاز العصبى المركزى (اسنر ١٩٥٣) . وتعرف الخلايا العصبية التى توصل بين الخلايا المستقبلة والجهاز العصبى المركزى بالخلايا من الدرجة الثانية .

المخ Brain : المخ هو مركز الربط الأساسى للجسم ، ويستقبل التنبيه الحسى من أعضاء الحس فى الرأس ومن خلال الألياف الموصلة (الرابطة) ومن العقد الخلفية . ويصل التنبيه المحرك من المخ إلى عضلات قرون الاستشعار ، حيث يمر خلال الألياف مثل المحركة الموصلة Permotor internuncial إلى العقد الخلفية ، ويتحكم المخ فى نشاطات بقية الجهاز العصبى لحد ما ، كذلك يتحكم فى سلوك الحشرات ومنها التعليم .

ومناطق المخ هى المخ الأمامى Protocerebrum والمخ الأوسط deutocerebrum ، والمخ الخلفى tritocerebrum (شكل ٢٣ — ٣) .

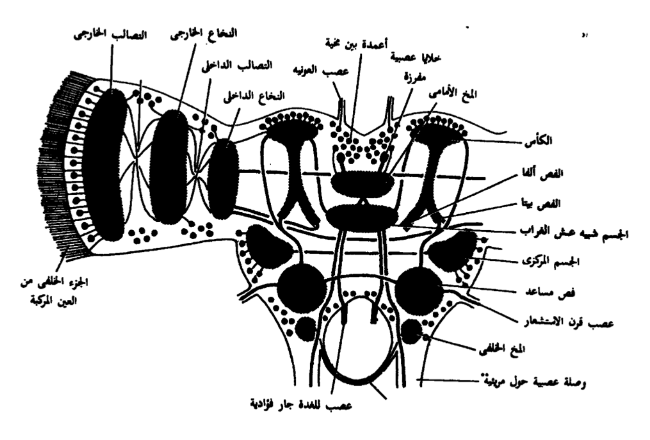
المخ الأمامى Peotocerebrum : المخ الأمامى ثنائى الفصوص ويمتد جانبيا مكوناً الفص البصرى optic lobe ، وفى الحشرات سفلية الرأس hypognathous يحتل الوضع الظهرى فى الرأس . ويعتبر المخ الأمامى أهم جزء مركب فى المخ وتتركز الخلايا العصبية فى المنطقة الخارجية بينما المنطقة الوسطية يشغلها المادة العصبية النخاعية كما هو الحال فى العقد العصبية الأخرى .



(شكل ٢٣ - ٣) منظر أمامى وجانبى للمخ والجهاز العصبى الحشوى فى الجراد (البرت ١٩٥٣) .

وعلى الناحية الجانبية لكل جانب من الخط الوطى الظهرى ، توجد كتلة من الخلايا تكون العُمُد البين مخية (Pars intercerebralis) (شكل ٢٣ — ٤) وتخرج من الخلايا الداخلية أليفا إلى الأعصاب البصرية ، بينما تدخل الألياف الممتدة من الخلايا الجانبية إلى قنطرة المخ الأمامي (Pars Cerebralis) وتتصل الكتلة الوسطى من المادة العصبية النخاعية بأجزاء أخرى كثيرة من المخ وجزء من الأجسام الشبيهة لعيش الغراب (Carpora Pedunculata) . كذلك خلال الأجزاء البين مخية وتمتد الخلايا المفرزة إلى المحاور التى تتصالب مع بعضها فى المخ حتى الجسمان الفؤاديتان Carpora Cardiaca (كربورا كاردياكا) .

وعلى جانبى الأجزاء بين المخية توجد غدة شبيهة لعيش الغراب . كل جزء منها عبارة عن مجموعة من أجسام الخلايا التى توجد فوق قبة من المادة العصبية النخاعية هى الكأس Calyx الذى تمتد منه الخيوط بطنيا قبل انقسامها إلى فصين ، يتميزان إلى ألفا وبيتا . والألياف فى أجسام شبيهة عيش الغراب هى الأخرى عبارة عن نمطين ينشآن من الخلايا المرتبطة . ترسلان أفرع إلى الكأس والفصين ألفا بيتا ، ولكنها لاتمتد خارج الفص . الأنماط الأخرى من الألياف هى التى تنشأ من أجسام الخلايا فى أماكن أخرى من المخ . والتوصيلات التى تصل للكأس والفص ألفا تكون حسية ، بينما تتشابك النهايات فى الفص بيتا مع الألياف المحركة خاصة فى الألياف الرابطة (الموصلة) التى تفصل الألياف المحركة .



(شكل ٢٣ — ٤) رسم تخطيطى للمخ يبين المناطق المهمة للمادة العصبية النخاعية وقليل من التوصيلات الرئيسية بين المناطق . النقط السوداء تمثل مناطق تحتوى على أجسام الخلايا العصبية .

والجسم شبيه بعيش الغراب عبارة عن مكان تتجمع فيه التنبيهات المختلفة من مصادر مختلفة وعادة ماتكون مرتبطة بمركب السلوك . وهي تكون صغيرة فى ثنائية الأجنحة والرعاشات ، ومتوسطة الحجم فى غمدية الأجنحة وكبيرة فى مستقيمة وحرشفية الأجنحة .

يوجد فى مركز المخ الأمامى كتلة من المادة النخاعية تكوّن الجسم المركزى الذى تدخل فيه العديد من المحاور العصبية من أجزاء كثيرة من المخ . ومن المعتقد أنه هو المصدر الأكبر للسيّالات المحرِّكة من المخ للحبل البطنى .

الفصوص البصرية Optic lobes : الفصوص البطرية عبارة عن امتداد جانبى للمخ الأمامى وخاصة للعيون المركبة . وكل منها تتكون من كتل من المادة النخاعية تسمى العقدة العصبية الصفائحية *Lamina ganglionoris* والنخاع الخارجى ، والنخاع الداخلى ، بالإضافة إلى أجسام الخلايا العصبية لها والوصلات (شكل ٢٣ — ٤) . تمر محاور خلايا الشبكية خلال الغشاء القاعدى خلف العين فى منطقة العقدة العصبية الصفائحية Lamina ganglionaris ، الذى فيه تتشابك مع الخلايا العصبية وحيدة المحور ، وتمتد المحاور للنخاع الخارجى (شكل ٢٣ — ٤) . ويوجد كذلك خلايا عديدة المحاور فى طبقة خنف العين .

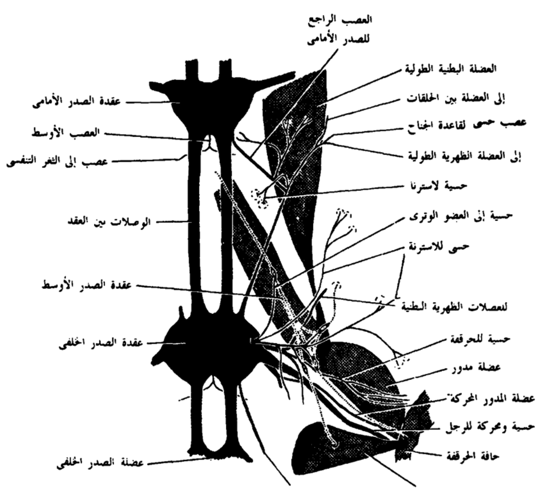
تمر بعض الألياف التى قد تكون محاور مستقبلات الحس الميكانيكية على سطح العين مباشرة من العقدة العصبية الصفائحية Lamina ganglionaris إلى المخ الأمامى ، ولكن تمر الغالبية إلى النخاع الخارجى حيث تتصالب مع بعضها مكونة التصالب الخارجى بين طبقتى المادة النخاعية . والتصالب الثانى خو التصالب الداخلى ، ويقع بين النخاع الخارجى والداخلى . وتمتد محاور أجسام الخلايا إلى تلك الأجهزة ، وتقع فى المحيط وفى مجموعات خارج النخاع الخارجى .

والألياف الواردة من النخاع الداخلى تنقسم إلى قسمين فى حرشفية وثنائية الأجنحة ، وتمر إلى المخ الأمامى ، وتتصل الممرات الأمامية والخلفية بالفص البصرى على كلا الجانبين . وتمر المحاور الأخرى مباشرة إلى الحبل العصبى .

المخ الأوسط Deutocerebrum : يحتوى المخ الأوسط على الفصين الشميين اللذين ينقسمان إلى مناطق ظهرية حسية وأخرى بطنية محركة وأعصاب قرن الاستشعار التى تدخل هذا الجزء من المخ هى أعصاب حسية محركة وتكون متماثلة . وتحتوى المادة النخاعية الحسية على عدد من المناطق الداكنة (شكل ٢٣ — ٤) . ويتصل الشعر فى كلا الجانبين بوصلات . وتتصل الممرات الليفية الحسية والمحركة مع الفص الشمى بالأجسام شبيهة عيش الغراب ، وتمر الألياف الأخرى للمخ الخلفى .

الحبل العصبى البطنى Ventral nerve cord : العقدة العصبية الأولى فى السلسلة البطنية هى عقدة تحت المرىء suboesophageat وهى عقدة مركبة تقع فى الناحية البطنية من الرأس . وتتكون من التحام عدة عقد وهى حلقات الفكين الأمامى والخلفى والشفة السفلى . وهى ترسل مجموعة مختلطة من الأعصاب الحسية والمحركة للفكوك العليا والسفلى والشفة السفلى ، وزوج أو زوجين آخرين للعنق والغدد اللعابية . ونمطياً يوجد ٣ عقد صدرية يخرج من كل منها ٥ أو ٦ أعصاب على كل جانب ، حيث تغذى العضلات والشعيرات الحسية فى الصدر وزوائده (شكل

٢٣ ــ ٥) ويختلف ترتيب الأعصاب ، ولكن العصب الأخير فى كل حلقة يكون عصبا مشتركا مع العصب الأول من الحلقة التالية .



(شكل ٢٣ ٥) منظر بطنى لجزء من الحبل العصبى البطنى فى الصدر للجراد توضح بعض الأعصاب للحلقة الصدرية الوسطى (كامبل ١٩٦١)

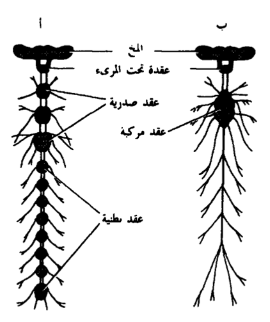
ويوجد العدد الأكبر من العقد العصبية البطنية فى اليرقات أو فى الحشرات غير الكاملة وهى ٨ عقد كما فى ذوات الذنب الشعرى ، البراغيث ، وكثير من اليرقات (شكل ٢٣ ــ ٦) ، ولكن العقد دائماً ماتكون مركبة وخاصة فى الأربع عقد الأخيرة . وقد يحدث فى غالبية الحشرات الكاملة وبصفة خاصة فى العقد البطنية . وفى الحالات الشاذة (النادرة) قد تندمج جميع العقد البطنية فى عقدة واحدة ، كما فى الذبابة المنزلية (ثنائية الأجنحة) (شكل ٢٣ ــ ٦ أ) .

والعقد العصبية البطنية هى أقل حجما من مثيلاتها فى الصدر ، وعموماً .. فالأعصاب المحيطية الخارجة من كل منها تكون أقل كذلك ، كما أن تفرع الأعصاب يكون أقل ومختلفاً ، ويعكس البساطة النسبية فى عضلات البطن

(شمت ١٩٦٢) . فى أغلب الحالات تغذى عضلات أى حلقة باعصاب من العقدة فى نفس الحلقة ، وذلك يرتبط مع الوضع التشريحى لكل حلقة ، ولكن يوجد فى الصدر على الأقل توزيع عصبى للمحاور الخارجة من عقل مجاورة وبعض الأعصاب الحسية كذلك قد تكون بين حلقية .

ويوجد عصب وسطى بين الموصلات بين العقد حيث يمر هذا العصب من خلف كل عقدة ويتفرغ عرضيا إلى أن ينتهى فى عضلات الثغور التنفسية والجناحين (شكل ٢٣ ــ ٥) .

ولايمتد العصب الوسطى فى الصدر أسفل أصل الفروع الجانبية ، ولكن فى البطن ويكوّن وصلة كاملة تمتد من عقد عصبية إلى التالية . وفى يرقة Aeschna (الرعاشات) يحتوى العصب الوسطى على أربع محاور ، ٢ محركة و٢حسية ، وكل محور يتفرع إلى فريعات يزّود كل جزء من الجسم بإحداها .



(شكل ٢٣ ــ ٦) أقصى وأقل نظامين لتوزيع العقد العصبية فى الجهاز العصبى المركزى موضحا أ ــ الحد الأدنى من الالتحام ب ــ الحد الأقصى من الالتحام (الاندماج) (عن هوردج ١٩٦٥)

٢٣-١-٣ الجهاز العصبى السمبثاوى (أو المريئى أو الفمى المعوى)

يتكون هذا الجهاز من عدد من العقد العصبية والأعصاب المتصلة بها . ويوجد فوق المرئى أمام المخ العقدة الجبهية Frontal ganglion التى ترتبط بالفص المخى الثالث بعصب على كلا الجانبين ، وفى بعض الأحيان يوجد عصب جبهى يمتد للأمام من العقدة إلى جدار البلعوم ، وللخلف يوجد عصب متوسط راجع يمتد على طول المرئى أسفل المخ ويتصل مع العقدة العصبية تحت المخية hypocerebral ganglion مباشرة خلف المخ (شكل ٢٣ ــ ٣) . وجانبيا تتصل تلك العقدة مع غدة كوربورا كاردياكا Corpora Cardiaca ، وتمر المحاور إليها من المخ خلال أعصاب غدة كوبورا كاردياكا Corpora Cardiaca . وفى بعض الأحيان قد ترتبط بعقدة تحت المرىء بعصب آخر . وعلاوة على

ذلك يخرج عصب أو اثنان منها للخلف على سطح القناة الهضمية إلى العقدة العصبية المعدية *ingluvial gangllion* التى تقع فى النهاية الخلفية للمعى الأمامى . من العقدة العصبية المعدية **ingluvial ganglion** تنتشر أعصاب اخرى على سطح المعى الأمامى وقد تمتد إلى المعى الأمامى وق تمتد إلى المعى الأوسط . فى الجراد (مستقيمة الأجنحة) تضم هذه الأعصاب محاور عصبية مفرزة التى من المحتمل أن يكون أصلها فى المخ ومن العصب الراجع ، ثم ترسل محاور محركة إلى عضلات جدار المعدة حيث تعمل كمركز للحركة **motor relay centre** ، ينظم التوصيل الحسى بالتنبيه المحرك من المخ .

وقد تتحكم العقدة الجبهية فى حركة ابتلاع الغذاء . وللعقدة تحت المخية بعض التأثير ، ولكن بعض حركات المعى الأمامى والأوسط يتحكم فيها العقدة العصبية المعدية *ingluvial ganglion* . وقد يكون للعقدة الجبهية دوراً فى التحكم فى إفراز غدة كوربورا كاردياكا **Corpora Cardiaca** .

٢٣ ـ ١ ٤ التركيب النسيجى (الهستولوجى) للأعضاء العصبية

توجد نفس الوحدات الأساسية فى الجهاز العصبى وعلى ذلك ، فالوصف التفصيلى لعقدة عصبية (شكل ٢٣ ــ ٧) يغنى عن دراسة باق الجهاز . أما المستقبلات الحسية فسنتناولها بالتفصيل فميا بعد (الفصول ٢٤ ، ٢٥ ، ٢٦) .

الغلاف العصبى Nerve sheath : يُغلف الجهاز العصبى بغلاف يتميز إلى طبقتين هما الغلاف العصبى **neural lamella** وغلاف الحزمة العصبية الخلوى *Perineurium* . ويحتوى الغلاف العصبى على طبقة خارجية متجانسة تحتوى على خيوط مرتبة على مسافات ضيقة وطبقة أكثر سمكاً تتكون من لويفات غروية **Collagen** مرتبة عشوائياً ، رغم أنها موازية للسطح . والغلاف الخارجى قد يكون من إفراز خلايا الحزمة العصبية *Perineurium* .

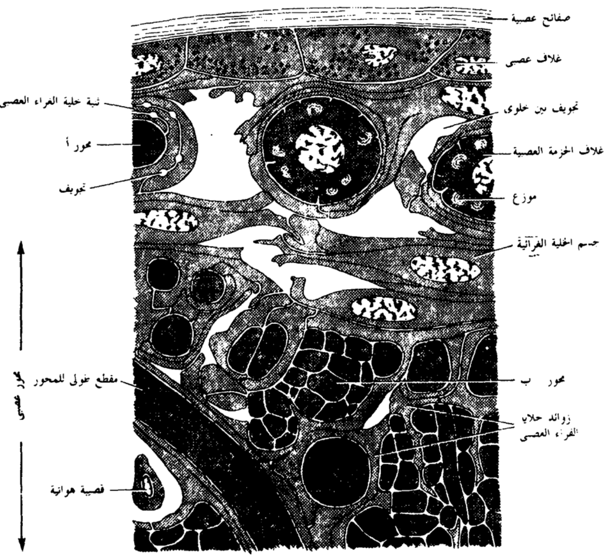
وهذا الغلاف العصبى يعطى دعامة ميكانيكية للجهاز العصبى المركزى ، حيث يرتبط الخلايا والمحاور مع بعضها ، ويسمح بالمرونة المطلوبة أثناء حركة الحشرات ، وهذا الغلاف منفذ ، ولكن قد يمنع الضغط الهيدروستاتيكى الذى قد يتوَّلد فى الغلاف كنتيجة للزيادة الأسموزية الناتجة من معامل اتزان دونان **Donnan equilibrium** عبر الغلاف .

طبقة الحزمة العصبية **Perineurium** عبارة عن طبقة رقيقة من الخلايا أسفل الغلاف الخارجى (شكل ٢٣ ــ ٧) وتحتوى هذه الخلايا على الأجسام السبحية التى تكون غالبا فى عناقيد ، وهى تختص بتمرير المواد العضوية والأملاح إلى النسيج المجاور . وهى تحتوى على كمية كبيرة من النشا الحيوانى (الجليكوجين) الذى من المحتمل أنها حصلت عليها من خلايا الأجسام الدهنية المرتبطة بالحبل العصبى . وتحدث حركة نشطة للأيونات فى الغلاف ، كما هو الحال فى الصوديوم فى حشرة *Carausius* ، حيث تكون تلك الخلايا هى المسئولة عن هذه الحركة . والغلاف الذى يحيط بالأعصاب الخارجية غلاف رقيق وخاليا من اللويفات ويشبه الغشاء القاعدى .

خلايا الغراء العصبى Glial cells : يحاط كل جسم خلية عصبية إحاطة كاملة بخلية أو أكثر مكونةً غلافاً عازلاً واقياً وتسمى هذه الخلايا بخلايا الغراء العصبى **glial cells** وتكون ملاصقة للخلية العصبية . وتوجد أجسام الخلايا الأخرى على سطح المادة النخاعية ومنها تمتد بروزات للداخل لتلامس المحاور . وربما كان الغلاف الموجود حول

المحور مكّونا من ثنية واحدة ، وقد تتكرر عدة مرات ، وبالتالى توجد عدة طبقات مكونة للغلاف (شكل ٢٣ ــ ٧ محور أ) . ولكن يمكن الحصول على نفس التأثير بعدة خلايا متداخلة ، بينما فى حالة المحاور الصغيرة قد يندمج عدد كبير منها داخل غلاف من خلايا الغراء العصبى (شكل ٢٣ ــ ٧ محور ب) . وقد تقوم خلايا الغراء العصبى بعزل المحاور عن بعضها البعض ، ولاتتكون أماكن الشبك العصبى synapses ، إلا فى أماكن غياب خلايا الغراء العصبى . وتنقل الغراء العصبى المواد المغذية لجسم العصبية ، وهذا يكون سهلاً عن طريق الزوائد الأصبعية التى تنغمس فى الخلية العصبية .

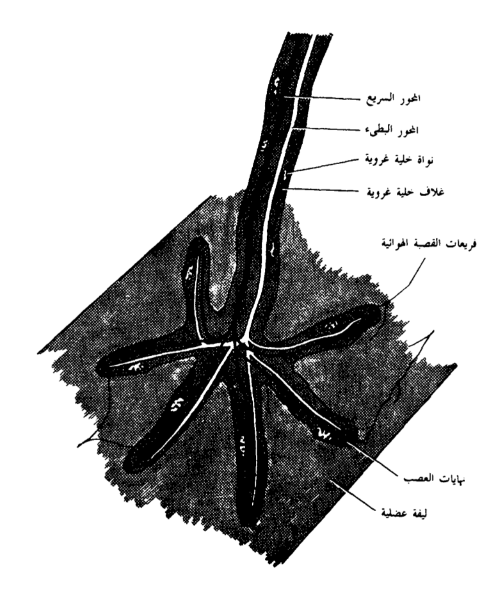
ويوجد بين خلايا الغراء العصبى مسافات بين خلوية وهذه تتركز فى المحيط ، وتكون أكثر وجودا فى منطقة المادة النخاعية . ويمر السائل الموجود فى المسافات بين الخلوية خلال المكونات العصبية مباشرة وبالتالى يكون له أهمية كبيرة فى عملية التوصيل العصبى . وهو يختلف فى مكوناته عن الهيمولمف ، حيث يكون تركيز الصوديوم



شكل (٢٣ ٧) رسم تخطيطى لمقطع عرضى لجزء من عقدة عصبية بطنية توضح توزيع الأنسجة المختلفة

والبوتاسيوم أعلى والكلوريد أقل . ونتيجة لمعامل إتزان دونان Donnan equilibriur عبر الغلاف العصبى والتركيز العالى من الأيونات خلال الغلاف ، تنشأ زيادة أسموزية فى المسافات البين خلوية ، وعلى ذلك ضغط (لتوازن السوائل) من خلال الغلاف .

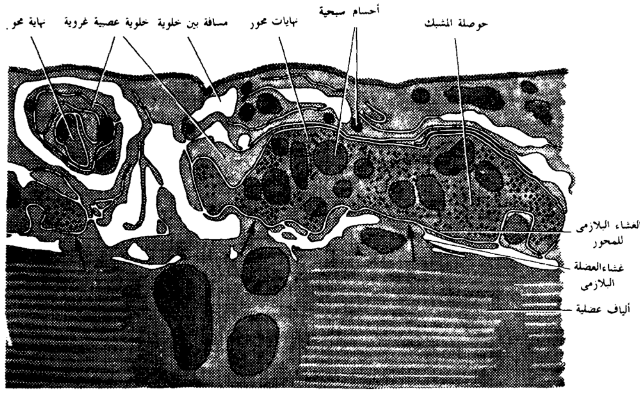
العصبونات Neurons : تقع العصبونات قريبا من محيط العقدة العصبية عند الجزء السفلى لغلاف الحزمة العصبية . وفى جسم الخلية يوجد بالقرب من النواة كتل من الأجسام السبحية ، والأجسام الشريطية (ريبو سومات) ومجموعة متحدة من الأغشية تسمى الموزعات dictyosomes وهذه تأخذ غالباً شكل الهلال ، وتتصل مع حوصلة صغيرة . وقد يكون وجود تلك التركيبات مرتبطا بالمحتويات الخلوية والإفراز .



(شكل ٢٣ - ٨) رسم تخطيطى لاتصال العصب بالعضلة فى حشرة من مستقيمة الأجنحة .

المادة العصبية النخاعية Neuropile : تتكون المادة العصبية النخاعية من كتلة من المحاور العصبية من جميع الأنواع وخاصة نهاياتها الشجيرية ، وذلك مع غلافها المكون من مكونات غرائية glial elements . وتقل الفريعات الدقيقة من الجهاز العصبى ، وكذلك مادة الغراء العصبى فى مركز النخاع العصبى وقد تنعدم ، وعلى ذلك تكون المحاور متلامسة مع بعضها . ومن المعتقد أن أغلب التشابك العصبى يحدث فى النخاع العصبى .

الشبك العصبى Synapses : يتكون الشبك العصبى فى أماكن غياب خلايا الغراء العصبى . وعلى ذلك تقع المحاور قريبة جداً من بعضها ، وتبتعد أغشيتها من بعضها فقط عند الثغرات الموجودة فى الشبك العصبى . ويتميز الشبك العصبى بوجود مواد إلكترونية بكثرة فى مساحة ١٥٠ ــ ٥٠٠ ميكرون طولى مجاور لغشاء الخلية التى يكون فيها المحوران متقاربين . وهناك مادة كثيفة تسمى الموصلة (Foei) توجد خاصة فى الجزء الذى يسمى قبل المشبك وتوجد الأجسام السبحية أساساً فى المحاور التى توجد فيها حوصلة المشبك synaptec vesicle .



(شكل ٢٣ ــ ٩) التوصيل العصبى العضلى فى عضلة الحرقفة فى النحل ، من صورة بالمجهر الالكترونى . الأسهم تشير إلى نقط تلاق بين الغلاف العصبى والغلاف العضلى (ترهيون ١٩٦٣) .

ويوجد شبك عصبى من نمط آخر ربما يدخل فيه التوصيل الكهربى بدلاً من التوصيل الكيماوى ، ويحدث بين الخلايا العصبية فى الأجسام شبيهة عيش الغراب . فى ذبابة الفورميا توجد فجوات فى خلايا الغراء العصبى المحيطة بالخلايا العصبية ، وعلى ذلك تقترب أغلفة الخلايا الملاصقة كثيراً من بعضها ، وربما تكون غشاءً مركباً . ولكن لايحدث تجمع للحوصلات فى السيتوبلازم المتجاور (لاندولت درس ١٩٦٦) .

الاتصال العصبى العضلى Nerve muscle junction : يتصل العصب المحرك لعضلة فى أى حشرة بكل ليفة عضلية فى عدد من النقاط . وتختلف طبيعة نهاية الأعصاب ، أبسطها ماهو موجود فى عضلات الطيران فى ثنائية الأجنحة ، حيث تمر الفريعات العصبية الدقيقة طولياً على سطح العضلة ، أو أحياناً كما فى Tenebrio (غمدية الأجنحة) تنغمد نهاية المحور العصبى فى الليفة العضلية ، وبالتالى يحدث اتصال مع العضلة حول محيطها . وفى مستقيمة الأجنحة يتفرع المحور العصبى على سطح العضلة مكرنا مايشبه القفاز حولها (شكل ٢٣ ــ ٨) . وقد يحتوى كل مكان اتصال على محور واحد فقط كما فى Tenebrio أو أكثر من محور ، كما فى الصرصور *(Dictyopyera) Blatta* . ولايوجد فرق واضح بين الروابط التى تتكون من المحاور السريعة والمحاور البطيئة ، وقد يوجدان معاً .

ويوضح التركيب الدقيق أنه لاتوجد فروق بين كل تلك الأنواع (شكل ٢٣ ــ ٩) . وخلايا الغراء العصبى تكون غائبة فى منطقة الاتصال العصبى العضلى ، وعلى ذلك فإن الغلاف العصبى والغلاف العضلى يلتقيان مع بعضها وينفصلان فقط فى فجوة الشبك العصبى synaptic gap (قطرها ١٠٠ أنجستروم) . وتحتوى نهاية بلازما المحور على موصلة شَبْك قطرها ٢٥٠ ــ ٤٥٠ أنجستروم (سميث ١٩٦٥ ب) .

الفصـــل الرابــع والعشـــرون

العيـــون والإبصـــار

THE EYES AND VISION

يصل الضوء للحشرات خلال عدد من أعضاء الحس المختلفة أهمها العيون المركبة . وتتركب العيون المركبة من مجموعات من الوحدات التى يتكون كل منها من نظام عدسى **Lens system** وعدد قليل من الخلايا الحسية . وتركز العدسات الضوء على عناصر حساسة للضوء . والناتج يمر من الخلايا الحسية إلى الفص البصرى **Optic lobe** فى المخ . هنا تحدث ارتباطات واتصالات معقدة من الخلايا الحسية الأخرى التى تحمل عدداً كبيراً من الصفات ، ثم تنقتل الاشارات بعد ذلك للمخ والحبل العصبى البطنى .

والعين فى الحشرات مكيفة لتمييز الحركة وقد يمكن تمييز الشكل العام كذلك . ولاتستجيل العين للموجت المختلفة الأطوال بدرجة واحدة . وعلاوة على ذلك فحساسيتها تختلف تحت الظروف المختلفة . وبعض الأنواع الحشرية يمكنها التمييز بين الألوان المختلفة . وقد تستجيب الحشرات للضوء ، أو غيره من المنبهات مباشرة ، أو بطريقة كمية (غير مباشر) . وبالإضافة إلى العيون المركبة يوجد فى الحورية والحشرة اليافعة فى الحشرات ناقصة التطور **hemimetabolous** ثلاث عيون بسيطة تسمى **Ocelli** ، بينما فى يرقات كاملة التطور **holometabolous** لايوجد عيون مركبة ولكن لها عيون بسيطة **Stemmata** على جانبى الرأس .

ووظيفة العيون البسيطة ماتزال غامضة ، وربما يكون لها تأثير منبه عام على الجهاز العصبى .

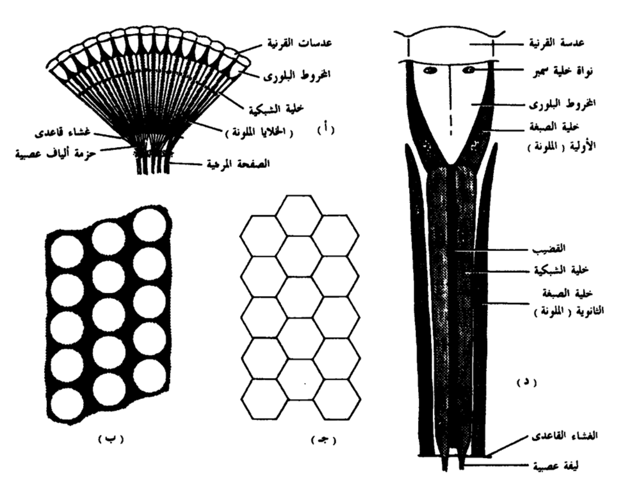
٢٤-١ تكوين وتركيب العيون المركبة

Structure of componud eyes

لأغلب الحشرات اليافعة زوج من العيون المركبة ، واحدة على كل جنب من جانبى الرأس التى تجحظ (تنتفخ) لمدى قليل أو كبير (شكل ٢) ، ولذلك فهى تعطى مجالاً واسعاً للرؤية فى جميع الاتجاهات ، ففى **Notonecta** على سبيل المثال ، يمتد مجال الرؤية إلى ٢٤٦ درجة أفقياً ، و٣٦٠ درجة عمودياً . ويتداخل مجال الرؤية

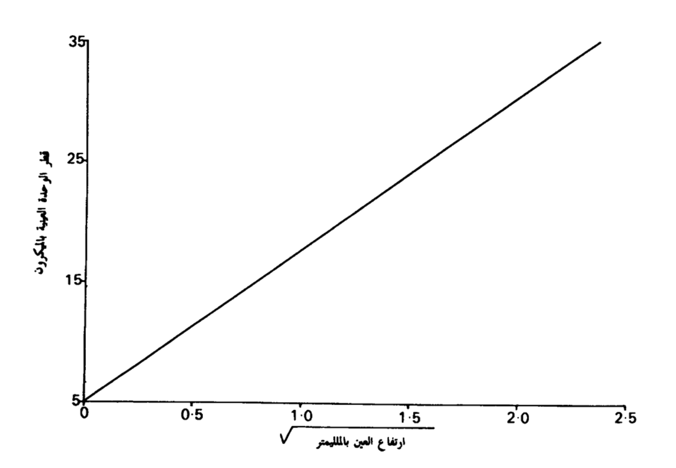
فى العينين وذلك لكى تعطى رؤية مزدوجة فى المنطقة الأمامية وأعلى وأسفلى الرأس . فى بعض الحشرات مثل *Anisoptera* وذكور الحشرات التابعة لفصيلتى *Tabanidae* و *Syrphidae* تمتد العيون ظهرياً ، وتكون ملاصقة للخط الوسطى . وهذه الحالة تُسمى حالة الرؤية الشاملة holoptic condition . وتضمحل العيون المركبة أو تغيب فى الطفيليات مثل *Siphonoptera* , *Siphonoptera* وإناث البق الدقيقى وكذلك فى الحشرات ساكنة الكهوف

وكل عين مركبة عبارة عن تجمع وحدات متماثلة تسمى بالوحدات العينية Ommatidia التى يختلف عددها من واحدة فى شغالة النمل Poner punctatissima إلى ١٠٠٠٠ (عشرة آلاف) فى عين الرعاش dragon fly . وعندما يوجد عدد قليل من الوحدات العينية فى تركيب عين الحشرة ، فإن أسطحها الخارجية تكون منفصلة عن بعضها بمساحات ضيقة من الجليد وتكون مستديرة غالباً ، ولكن عندما يكون عدد العوينات كبيراً ، فإن أسطحها الخارجية تكون ملاصقة لبعضها وتأخذ الشكل السداسى (شكل ٢٤ — ١) .



(شكل ٢٤ — ١) رسم تخطيطى يوضح تركيب العين المركبة (أ) مقطع فى عين مركبة يوضح عملية ترتيب الوحدات العينية (ب) منظر سطحى لجزء من العين فى المن الذى يتكون من عدد قليل من الوحدات العينية يوضح الأسطح الخارجية منفصلة تماماً بأجزاء من الكيوتيكل (ج) منظر سطحى لجزء من عين ذبابة السرفس التى تتكون من عدد كبير من الوحدات العينية ، حيث تلتحم أسطحها الخارجية بدون فاصل بينها (د) تركيب وحدة عينية بالتفصيل .

ويختلف حجم الوحدة العينية من حشرة لأخرى ففى غشائية الأجنحة يتناسب حجم الأسطح الخارجية مع الجذر التربيعى لارتفاع العين (شكل ٢٤ ــ ٢) ، وكذلك قد يكون هناك اختلاف فى العين الواحدة ، ففى النحل Apis يكون قطر السطح الخارجى للوحدات العينية فى المركز حوالى ٢٢ ميكرونا ، بينما يصل القطر فى قمة العين إلى ١٧ ميكرونا فقط (Barlow. 1952) وفى الرعاش تكون للأسطح الخارجية الظهرية ضعف قطر الأسطح البطنية . وفى أنواع أخرى تتميز العين إلى منطقة الأسطح الخارجية للوحدات العينية التى تكون كبيرة نسبياً وأخرى صغيرة جداً ، كما فى ذكور حشرة Bibio . وهذا التمييزيكونواضحا فى ذكر *Cloen* (Ephemeroptera) حيث تنقسم كل عين إلى جزئين منفصلين عن بعضهما . وتختلف الوحدات العينية ليس فقط فى الحجم ، ولكن فى التركيب كذلك ، وتكون الوحدات العينية فى الجزء الظهرى كبيرة نسبياً ومن النمط النموذجى الضخم super position type ، بينما فى الجزء الجانبى تكون الوحدات العينية أصغر من النمط الصغير apposition type ، وكذلك نقسم عيون الخنافس المائية *Gyrinus* إلى جزئين (منطقتين) التى فيها تكون العين الظهرية فوق الغشاء السطحى عندما تقوم الحشرة وتكون العين البطنية أسفل السطح .

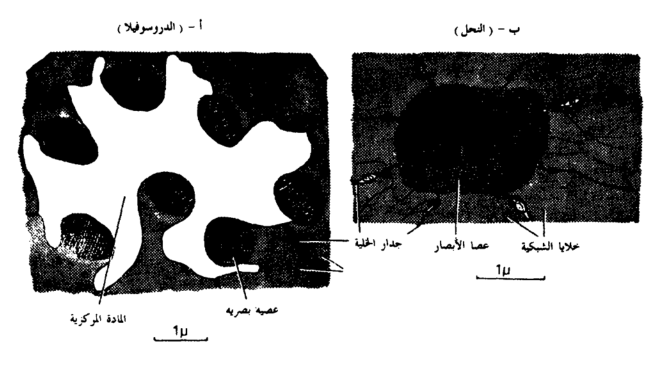


(شكل ٢٤ ــ ٢) : العلاقة بين قطر الوحدة العينية وحجم العين المركبة فى غشائية الأجنحة Hymenoptera (بارلو ١٩٥٢)

٢٤ ــ ١ ــ ١ تركيب الوحدة العينية

تتكون العين أساساً من جزء بصرى جامع للضوء وجزء حسى يستقبل الأشعة ويحولها إلى طاقة كهربية . ويتكون الجزء البصرى عادة من عنصرين هما عدسات جليدية والمخروط البلورى الذى يغطى العين ويكون عادة شفافا عديم اللون وتوجد العدسات المحدبة الوجهين على النهاية الخارجية لكل وحدة عينية (شكل ٢٤ ــ ١) . وهذه العدسات هى التى تكون السطح الخارجى للعين المركبة فى حشرة Aleyrodes ، ولاتكون جميع العدسات عديمة اللون ، ولكن كل عدسة غير ملونة تكون محاطة بست عدسات صفراء اللون . وفى بعض الحشرات يتحول السطح الخارجى للعدسات إلى حلمات دقيقة مخروطية بارتفاع ٠,٢ ميكرون مرتبة فى شكل سداسى وتكون المسافة بينها حوالى ٠,٢ ميكرون . ومن المعتقد أن هذه التركيبات تقلل الانعكاس من سطح العدسات ، وبالتالى تزيد كمية الضوء التى تنتقل خلال سطح القرنية ، وهى مثل بقية الجليد تفرز من خلايا البشرة . وكل عدسة تنتجها خليتان ، والخلايا المولدة للقرنية التى تصبح مؤخرا على جانبى الوحدة العينية تكون الخلايا الملونة الأولية .

يوجد أسفل القرنية أربع خلايا سمبر Semper التى تكون المخروط البلورى فى معظم الحشرات الذى يحاط من الجوانب بالخلايا الملونة الأولية . والعيون التى توجد فيها المخروط البلورى تسمى بالعيون ذات المخروط الحقيقى eucone eye (ارجع إلى تحورات الوحدات العينية) . وتوجد أعضاء الحس بعد المخروط البلورى مباشرة (فى النوع ذات المخروط الحقيق) . وهذه الخلايا العصبية المستطيلة تسمى بخلايا الشبكية retinula cells التى تتميز فيها الحافة القريبة من محور العين لتكون العصا البصرية rhabdomere التى تمتد بطول الخلية . ومبدئياً كل وحدة عينية تحوى ثمانى خلايا شبكية تنشأ من ثلاثة انقسامات متتالية لخلية واحدة . يوجد هذا العدد من الخلايا فى بعض الحشرات مثل النمل ، ولكن فى حشرات أخرى كثيرة يقل هذا العدد إلى ست أو سبع خلايا ، وهاتان الخليتان أو الخلية توجدان كخلايا قاعدية صغيرة فى المنطقة القريبة من محور الوحدة العينية . ويحتوى ستوبلازم خلايا الشبكية على حبيبات ملونة تتمركز على حواف العصا البصرية rhabdomere ، ولكن هذه الحبيبات لاتحتوى على الصبغات البصرية . ويخرج من كل خلية محور عصبى يمر خلال الغشاء القاعدى عند قاع العين إلى الفص البصرى Optic lobe . تتكون العصا البصرية من مجموعة من الأنابيب الدقيقة (الشعرية) ، أو الحلمات الدقيقة قطرها حوالى ٥٠٠ انجستروم سداسية فى المقطع العرضى ، وتمتد فى اتجاه المحور المركزى للوحدة العينية موازية للمحور الطولى لخلايا الشبكية . وهذه الأنابيب الشعرية لكل خلية شبكية تكون موازية للأخرى ومنتظمة مع خلايا الشبكية المقابلة لها (شكل ٢٤ ــ ٣) . ويصل طول كل عصا بصرية فى حشرة الدروسوفيلا إلى نحو ٦٠ ميكروناً وقطرها ١,٢ ميكرون (Wolken et al 1957) ، ولكن فى ذبابة اللحم Sarcophaga يكون قطرها حوالى ٠,٥ ميكرون فقط (Goldsmith, Philpott 1957) . عموما تُكوِّن العصيات البصرية rhabdomeres فى كل وحدة عينية عصا الإبصار rhabdom وفى رتبة ثنائية الأجنحة تبقى العصيات البصرية منفصلة ، وتتجمع حول مادة مركزية ربما كانت تحتوى على سائل ملائم (Wolen et al 1957) (شكل ٢٤ ــ ٣أ) ، ولكن غالباً ماتكون متاخمة لبعضها ، وقد تلتحم مع بعضها فى النحل (شكل ٢٤ ــ ٣ ب) وتتصل فى أزواج ، بينما فى بعض مستقيمة الأجنحة تتصل مع بعضها فى وحدة واحدة ، وتغطى خلايا الشبكية من ١٢ إلى ١٨ خلية ملونة ثانوية تفصل الوحدة العينية عن الأخرى المجاورة لها (شكل ٢٤ ــ ١) . وقد تمر القصبات الهوائية بين الوحدات العينية ، ولكن فى النحل لاتمر أى قصيبات من الغشاء القاعدى للعين .



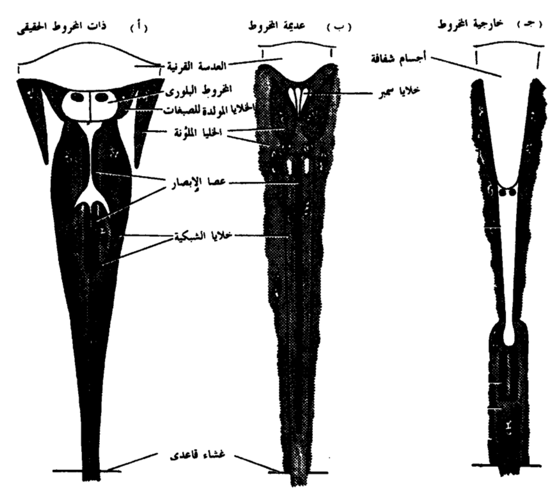
(شكل ٢٤ - ٣) مقطع عرضى فى عصا الإبصار rhabdom

(أ) الدروسوفيلا (wolken et al 1957) (ب) فى النحل (Gold smith 1967)

٢٤ ــ ١ ــ ٢ تحورات الوحدات العينية

فى بعض حشرات نصفية وغمدية الأجنحة وثنائية الأجنحة لاتُكوِّن خلايا سمبر Semper المخروط البلورى ، ولكن تصبح شفافة ويحدث فيها فقط بعض التحور (شكل ٢٤ ــ ب) . وتوصف الوحدة العينية لهذا النمط من العيون بالوحدة عديمة المخروط acone commatidia . وهذا النوع بدائى ويوجد فى كثير من الحشرات عديمة الأجنحة Apterygota . وفى بعض عديمة الأجنحة الأخرى مثل (Collembola) Orchesella, (Thysanura) Lepisma ويوجد مخروط بلورى بسيط (شكل ٣٩٣ أ) ، ولكن خلايا سمبر فى أغلب ثنائية الأجنحة وبعض الرعاشات تنتج مخاريط تكون مملوءة بالسائل أو قوامها جيلاتينى بدلاً من البلورى . ويوصف هذا النمط من الوحدات العينية بأنها كاذبة المخروط pseudo Cone . وأخيراً فى بعض الخنافس مثل *Lampyris* تتكون العدسات من امتداد داخلى من القرنية وليس من خلال سمبر التى تُكوِّن مسطحا عاكسا بين الجليد وخلايا الشبكية . ويسمى هذا النمط بالوحدة العينية خارجية المخروط Exocone (شكل ٢٤ ــ ج) . عصا الابصار (rhabdom) فى كثير من الحشرات تكون طويلة جداً وتمتد من مؤخرة العدسة إلى الغشاء القاعدى وهذه تمسى بالعين المركبة .

ومن ناحية أخرى فى بعض الحشرات غمدية الأجنحة والفراشات الليلية من حرشفية الأجنحة تكون عصا الابصار قصيرة ومنفصلة عن العدسات بمنطقة تمر خلالها زوائد الشبكية وتحيط بها خيط محورى (شكل ٢٤ ــ ٥) وعيون بهذا التركيب تُسمى بالعيون المنطبقة Superposition eye .

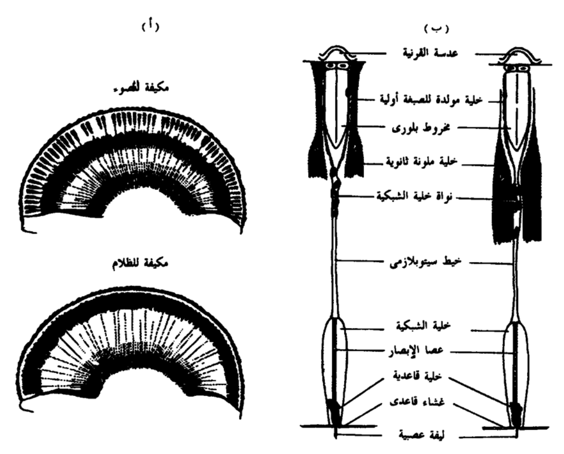


(شكل ٢٤ - ٤) الأنماط المختلفة من العونيات
أ - ذات المخروط الحقيقى eucone فى ذوات الذنب الشعرى
ب - عديمة المخروط acone فى بعض غمدية الأجنحة
جـ - خارجية المخروط exocone فى بعض غمدية الأجنحة

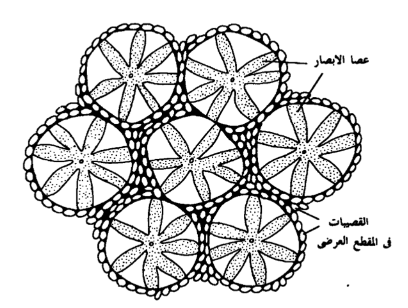
خلايا الشبكية فى العيون المنطبقة Superposition تميل للزيادة فى العدد وفى *Ephestia* تكون عبارة عن عشرة ، تسعة منها لها عصيات rhabdomeres والخلية العاشرة خلية قصيرة قاعدية (شكل ٢٤ — ٥ ب) .

فى عائلة *Noctuidae* وبعض الفراشات الأخرى من ذوات العيون المنطبقة تمر القصيبات خلال العين موازية للوحدات العينية مكونة طبقة حول كل منها (شكل ٢٤ — ٦) . وهذه الطبقة ربما تكون مصدراً مغذياً عاكساً للضوء مرة أخرى للوحدة العينية .

وفى حشرة *Lepisma* والكولمبولا وغيرها من الحشرات توجد خلايا الشبكية فى طبقتين . طبقة بعيدة عادة وتتكون من أربع خلايا محورية وطبقة قريبة وتتكون من ثلاث خلايا ، وعلى ذلك يوجد زوج منفصل من عصى الإبصار rhabdoms (شكل ٢٤ — أ) .



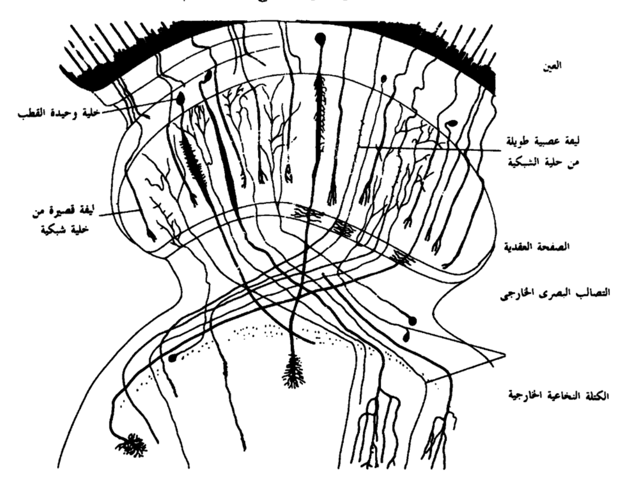
(شكل ٢٤ ــ ٥) أ ــ مقطع فى عين فراشة Ephestia تحت ظروف الضوء
ب ــ التركيب التفصيلى لوحدة عينية فى ظروف ضوء وظلام (عن داى ١٩١٤)



(شكل ٢٤ ــ ٦) مقطع عرضى فى مجموعة من الوحدات العينية لفراشة تبين المسافات بين الوحدات العينية المحاطة بالقصيبات (عن Imms ١٩٥٧)

٢٤-١-٣ التوصيل العصبى من العين

لايوجد عصب بصرى فى الحشرات ، حيث تتصل العين مباشرة بالفص البصرى للمخ . وهذا يتكون من ثلاث طبقات (مناطق) عقدية هى الصفحة العقدية Lammina ganglionaris ، وكتلة نخاعية خارجية medulla externa ، وكتلة نخاعية داخلية medulla interna تتصل مع بعضها بواسطة تصالب بصرى (شكل ٢٣ — ٤) . وكل صفحة عقدية تتكون من طبقة داخلية من النقير العصبى مع أجسام الخلايا فى المحيط . وقد تتصالب الألياف الخارجية من خلايا الشبككية كما فى ذبابة *Calliphora* أو قد تكون متوازية كما فى الجراد . ويخرج من خلايا الشبكية نوعان من المحاور . ألياف عديدة قصيرة تمتد إلى الصفحة العقدية و ألياف طويلة (ربما من الخلايا القاعدية) تمتد إلى الكتلة النخاعية الخارجية (شكل ٢٤ — ٧) . تقع خلايا الصفحة العقدية فى الطرف ، وهى وحيدة القطب Monopolar ومحاورها تمر للداخل إلى الكتلة النخاعية الخارجية ، حيث تعمل مناطق توصيل عصبى مع محاور الشبكية . وهذا دليل واضح لاتجاه المحور العصبى ، فالألياف الواردة من الوحدة العينية تتصل مع خليتها العقدية ولكن درجة الاتصال تختلف فى الأجزاء المختلفة من العين . الألياف الأخرى التى تخرج من الكتلة النخاعية الخارجية تمتد ، ولكن ليس من الضرورى أن تتصل ، بل إن جميع اتصالاتها تتم فى الصفحة العقدية .



(شكل ٢٤ - ٧) مقطع فى الجزء الخلفى من العين وجزء من الفص البصرى فى النحل تبين بعض التوصيلات العصبية (عند جولد سميث ١٩٦٤)

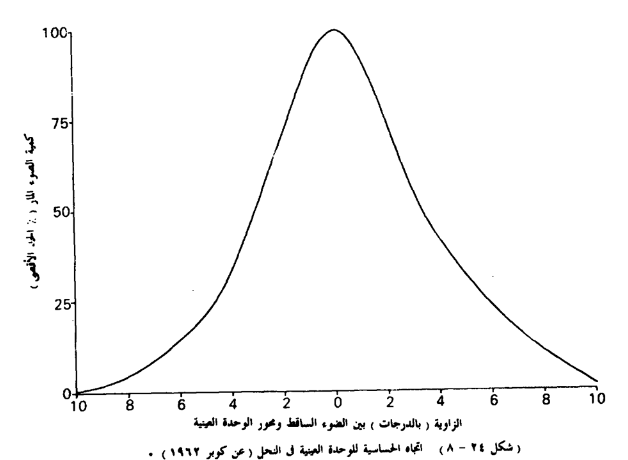
٢٤-٢ وظيفة العين Functioning of the eye

إذا كان للحشرات أن تميز أكثر من التفرقة بين الضوء والظلام ، فلابد من وجود نظام أو جهاز إبصار قادر على استقبال الصورة وتمييزها .

٢٤-٢-١ تكوين الصورة بواسطة الجهاز البصرى

العيون المتقابلة Apposition syes : النظرية الفوسيفسائية التقليدية للرؤية فى الحشرات تفترض أن كل وحدة عينية تكون صورة لجزء محدد من مجال الرؤية . لكل صورة درجة من التركيز تختلف من وحدة عينية إلى أخرى معتمدة على كمية الضوء المنعكسة من الشيء ، وعلى ذلك فإن الوحدات العينية تنتج سلسلة من البقع (النقط) الضوئية على درجات مختلفة من الكثافة تكون مع بعضها صورة الشيء الذى أمامها . عموماً تحتاج هذه النظرية إلى الأدلة العملية لتأكيدها .

وكل وحدة عينية تحس بالضوء القادم من زاوية عريضة (التى تكون فى الجراد حوالى ٢٠ درجة) (كوبر ١٩٦٢) وليس من المجال المحدود بزاوية الوحدة العينية . والزاوية المقابلة للوحدة العينية على الغشاء القاعدى هى غالباً ١ أو ٢ درجة . وعلى ذلك فمجالات الرؤية للوحدات العينية المتجاورة (المتلاصقة) تتداخل ، ولكن كمية الضوء التى تنتقل خلال العدسة تسقط بقوة كلما زادت زاوية السقوط (شكل ٢٤ ــ ٨) .



(شكل ٢٤ - ٨) اتجاه الحساسية للوحدة العينية فى النحل (عن كوبر ١٩٦٢) .

وعلى ذلك فالجزء الأكبر من الضوء الداخل لكل وحدة عينية يأتى من منطقة محدودة فقط فى العين المتقابلة ، وكل عدسة من العدسات القرنية والمخروط البلورى قادرة على تكوين صورة مقلوبة على عصا الإبصار rhabdom . وهذه الصورة ربما تكون لها بعض الأهمية ، ولكن كوبر ١٩٦٢ يعتقد أن وظيفة نظام العدسات هو ببساطة لتركيز الضوء يصبح على هيئة شعاع ضيق يدخل فى عصا الابصار .

والخلايا الصبغية (الملونة) للعيون المتقابلة تكون وحداتها العينية منفصلة ولذلك فالقليل من الضوء هو الذى يمكنه المرور من واحدة إلى الأخرى ، وكان يعتقد أن مثل هذا العزل للوحدات العينية ضرورياً ، ولكن الطفرات من ذبابة Calliphora التى ينقصها الشاشة المصبوغة أعطت نفس الدرجة من الوضوح لهدف متحرك وكانت أكثر حساسية من الذباب العادى ، حيث تحتاج إلى قدر أقل من الطاقة الضوئية ليحدث استجابة للشبكية . وهذه تأتى من حقيقة أن الضوء الذى يتحرك بميل خلال العين لايمتص بواسطة الساتر (الجدار) المصبوغ Screaning pigment ، كما هو الحال فى العيون العادية ، وعلى ذلك فهى قادرة على تنبيه الوحدة العينية المجاورة . وهذه تؤدى إلى اختفاء سريع للصبغات البصرية . وربما يكون دور أو وظيفة الساتر الملون أن يقلل كمية الضوء الذى يصل إلى الجزء الداخل من العين .

العيون المتطابقة (المتراكبة) Superposition eyes : فى العيون المتراكبة يتحرك الساتر المصبوغ فى الضوء ، حيث يمتد للداخل ويفصل الوحدات العينية عن بعضها ، ولكن يتركز فى الظلام بعيداً حول العدسات . كذلك تتحرك الخلايا الملونة الثانوية مع تحرك الصبغات ، ولكن تهاجر الخلايا قريباً من المركز أو بعيداً لأى مسافة (شكل ٢٤ ــ ٥) (Day 1941) ، ولكن الخلايا الملونة الأولية لاتتحرك ، وكذلك الحال بالنسبة لصبغاتها . ونتيجة لتحرك تلك الصبغات فإن العين تتأقلم على الضوء مع الوحدات العينية التى تنفصل عن بعضها بواسطة الصبغات ، وبالتالى تشبه وظيفيا العيون المتقابلة .

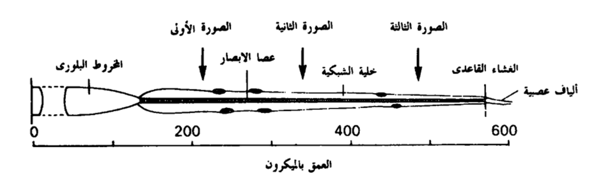
وفى الضوء الضعيف عندما تتركز الصبغات فإن الضوء يمر بميل خلال العين بدون أن يمتص ، ونتيجة لذلك تستقبل كل عصا ابصار الضوء من عدد من العدسات ، وليس من عدسة الوحدة العينية فقط . والصورة التى تتكون نتيجة لذلك تسمى بالصورة المتراكبة Superposition image ويتم استخدام أكثر للضوء المتاح ، حيث يمتص كمية قليلة منه بواسطة صبغات الساتر . وهذه تعتبر ميزة للحشرات الغسقية أو الليلية التى تنشط فى الضوء الخافت .

وفى خنفساء *Lampyris* وغيرها من الخنافس تتكون صورة واحدة مستقيمة بواسطة العين التى هى مورفولوجيا من النوع المتراكب ، ولكن الصورة تتكون أسفل الغشاء القاعدى ، وبالتالى ليس لها قيمة وظيفية (Burtt, Catton 1966) . وفى حشرات أخرى يحدث تقارب بسيط للضوء من الوحدات العينية المتلاصقة ، وبالتالى لاتتكون صورة . وهذه الحقائق مع غيرها من الأدلة تؤدى إلى افتراض أن الصور المتراكبة إذا ماتكونت ربما لاتكون مهمة للحشرات ، ومن الممكن أن تكون العيون المتراكبة صوراً متقابلة وهذه ربما تصبح سهلة بواسطة المواد العاكسة بين المخروط البلورى والعصا البصرية التى تعمل كموجة إرشادية وتركيز الضوء لكل عصا إبصار من النظام العدسى الخاص بها . ومثل هذا الدليل قد يتم بواسطة خلايا الشبكية (شكل ٢٤ ــ ٥) أو خلايا سمبر فى حشرة

Lampyris (شكل ٢٤ ــ ٤ ج) التى تمتد من العدسة إلى عصا الإبصار ، ولكنها تكون فعالة بهذه الطريقة إذا كان معدل كسر الشعاع منخفضاً

إذا كانت الصور المتراكبة لاتتكون بهذا النوع من العيون ، فإن حركة الصبغات لابد أن تكون لها أهمية غير التى سبق ذكرها . من الممكن أن تكون فترة ضوء النهار قد أعطت حماية لصبغات الإبصار ، ولكن التركيز فى الظلام يزيد حساسية العين ، لأنه يحدث امتصاص كمية أقل من الضوء بواسطة الصبغات . ولم يوافق جميع الباحثين فى هذا المجال بأن الصور المتراكبة لاتتكون ، حيث إنها أوضحت أن مجموعة من الصور تتكون على أعماق أكبر فى العين كنتيجة لاختلاف العدسات (شكل ٢٤ ــ ٩) . والفكرة المقبولة هى عبارة عن تكوين صور متراكبة بواسطة مجموعات من الوحدات العينية معاً ، وعلى ذلك يزيد القطر الفعال للعدسات .

وهذه النظرية لتكوين الصور قد وجه لها بعض النقد ، مثلا اقترح Mec Ginitis, Me Cann (1970) على سبيل المثال أن الخطأ البسيط فى التجربة يؤدى إلى تغييرات فى كثافة الضوء الساقط على العين ويدل على أن درجة الحدة الاستثنائية التى تفصل مع الصور المختلفة ليست حقيقية . وقد وجه نقد آخر إلى هذه النظرية مفادة أن حيود الصور تلاحظ فقط فى الضوء المبهر ، وبالتالى عندما يتعمق فى العين بواسطة الصبغات ، ومن المشكوك أيضاً إذا ماكانت الحشرة قادرة على تمييز تلك الصور على مستوى الحس (ارجع إلى جولد سميث ١٩٦٤) .

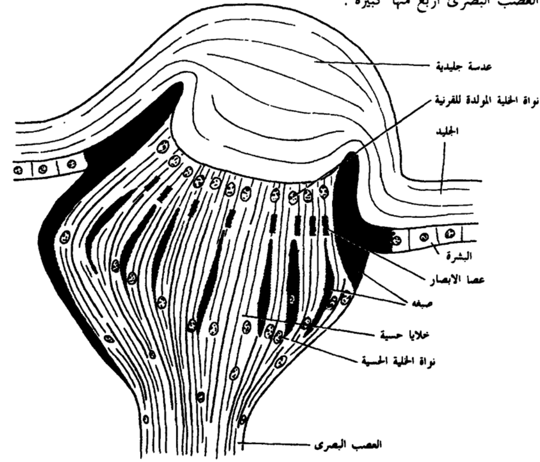


(شكل ٢٤ - ٩) رسم تخطيطى لوحدة عينية فى الجراد توضح مواضع الثلاث صور الأولى (بعد بروت وكانون ١٩٦٢ ب)

٢٤-٣ العيون البسيطة الظهرية Dorsal ocelli

توجد العيون البسيطة الظهرية فى الحشرات اليافعة كما يوجد فى الحوريات ناقصة التطور ثلاث عيون تكوّن مثلثاً أمامياً ظهرياً على الرأس (شكل ١ ــ ٢) ، على الرغم من أنها تحتل مكاناً أقرب للمنطقة الظهرية من الرأس فى الحشرات ثنائية وغشائية الأجنحة . ويحتمل أن تكون العين الوسطى فى الأصل عبارة عن زوج من العيون المندمجة ، وذلك لأن جذع العصب البصرى مزدوج ، والعين نفسها ثنائية الفصوص فى الرعاشات وفى Bombus (غشائية الأجنحة) . فى الأنماط عديمة الأجنحة تفقد واحدة أو كل العيون البسيطة ، وغالبا ماتكون غائبة .

وللعين البسيطة عدسة واحدة جليدية سميكة (شكل ٢٤ ــ ١٠) ، ولكن فى Machilis والصرصور لايوجد تغليظ جليدى عليها ، بل توجد فقط منطقة شفافة من الكيوتيكل ، وفى رتبة ذباب مايو تتكون العدسة من عدد من الخلايا الشفافة ليست من الجليد . وتكون طبقة البشرة Epidermis أسفل العدسة شفافة وعديمة اللون ، بينما يوجد أسفلها عدد كبير من الخلايا العصبية مرتبة فى مجموعتين أو أكثر ، وفى الطرف البعيد من كل مجموعة تكون خلايا العصيات البصرية مشابهة لما هو فى العين المركبة . وقد يحدث صبغ فى مجموعة الخلايا العصبية أو حول محيط العين ، ولكن فى بعض الحشرات (كما هو الحال فى الصوصور) لايحدث صبغ ، وبدلاً من ذلك تحاط عين الصرصور بسطح عاكس وهو عبارة عن بللورات من اليورات (روك ١٩٥٧) . وتمر ألياف الخلايا الحسية إلى الخارج عند قاع العين وتمتد على الأقل إلى نصف العصب البصرى محدثة أماكن توصيل عصبية أخرى مع محاور الخلايا الثانوية التى تقع فى المنطقة العقدية فى المخ (روك وادوارد ١٩٦٤) . وهذه المحاور الثانوية تكون كتلة العصب البصرى . وتوجد خلايا عصبية عديدة أخرى أكثر من المحاور العصبية ، ولذلك لابد أن يكون هناك تقارب فى الاتجاه عند منطقة الشبك العصبى Synapses . وفى حشرة Sympetrum (الرعاشات) يوجد حوالى ٦٧٥ خلية عصبية بينما فى العصب البصرى يوجد محور ضخم ثانوى قطره ٣٠ ميكرونا ، وكذلك اثنين قطرهما من ٤ ــ ١٣ ميكرونا ، وربما بعض المحاور الصغيرة الأخرى (روك وادوارد ١٩٦٤) . وفى الصرصور يوجد ٢٥ ليفة فى العصب البصرى أربع منها كبيرة .



(شكل ٢٤ - ١٠) مقطع فى عين بسيطة ظهرية لحشرة *Aphrophora* (متشابهة الأجنحة) . (عن إمز ١٩٥٧)

ويعطى الجهاز العدسى لعين ظهرية صورة ، ولكن (فى الأنواع التى درست) تسقط هذه الصورة أسفل مستوى الخلايا الحسية ، وبالتالى لاتختص العيون البسيطة برؤية الأشياء Form vosion وتكون حساسة جدا للضوء الضعيف ، وفى الرعاش تكون شدة الضوء ضعيفة (١٠^-° قدم ـــ شمعة) وتنتج استجابة كهربية فى العصب البصرى . وربما يزيد التأثير بتجمع عدد من الألياف الحسية فى محور ثانوى مفرد .

وفى بعض الحشرات (التى تركت فى الظلام) يوجد تويد مستمر للتنبيهات للعصب البصرى والوصلات المرئية ، ويوجد كذلك تأثير إنارة وإظلام عندما يضاء النور أو يطفأ . وفى بعض الحشرات الأخرى ، مثل الصرصور يحدث تأثير إنارة فقط . ومن المفترض أن التنبيه المستمر فى العصب البصرى للجراد يأتى من نشاط منتظم ذاتى للخلايا الثانوية . وعندما تتعرض العيون البسيطة للضوء يتوقف هذا النشاط وربما تم ذلك بواسطة تأثير الاستقطاب الزائد hyperolarising الذى تنتجه الخلايا الحسية للعين . وبما أن العين البسيطة قادرة على الشعور بالتغييرات فى شدة الضوء ، فنجد أنه فى الصرصور (الذى ليس له نشاط نهارى) يكون أكثر نشاطا فى الظلام ، حيث إن العيون البسيطة تكون مهمة لاستمرار التنبيه . وتتفاعل فى الدروسوفيلا بسرعة مع التغير فى شدة (كثافة) الضوء عندما تكون العيون البسيطة معرضة له . وتفترض التجارب التى من هذا النوع أن العيون البسيطة لها تأثير منبه (منشط) عام على الجهام العصبى ، وبالتالى تستجيب الحشرة بسرعة للتنبيهات الخارجية (ديثير ١٩٦٣) .

٢٤-٤ المبصرات الجانبية Stemmata

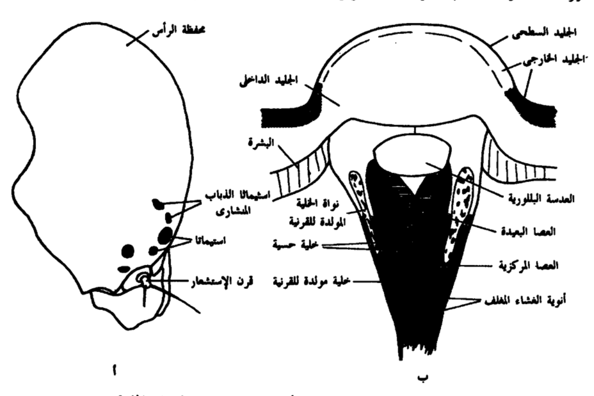
هى أعضاء الإبصار الوحيدة فى يرقات الحشرات كاملة التطور . وفى بعض الأحيان يطلقون عليها العيون البسيطة الجانبية ، ولكن استبعد هذا الاصطلاح ، حتى لايحدث خلط بينها وبين العيون الظهرية . وتوجد المبصرات الجانبية على جانبى الرأس وتختلف فى العدد من واحدة على كل جانب فى يرقات الذباب المنشارى إلى ستة على كل جانب فى يرقات حرشفية الأجنحة (شكل ٢٤ ـــ ١١ ب) .

فى حشرة *Isia*(حرشفية الأجنحة) (شكل ٢٤ ـــ ١١ ب) ، تتكون المبصرات الجانبية من ثلاث خلايا من البشرة تتركب من ثلاثة أوجه صغيرة منفصلة مكونة شكل عدسة مثلثة . ويوجد أسفل الجليد العدسة البلورية التى تتكون من ثلاث خلايا وهذه هى الأخرى ربما تأخذ الشكل الثلاثى . وكل نظام عدسى له سبع خلايا حسية كثيفة الصبغة متصلة به ثلاثة فوقها تكوّن عصا الإبصار البعيدة ، وأربع خلايا مركزية تكون عصا الإبصار الوسطية . ويوجد حول الخلايا الحسية من الخارج غشاء خلوى رقيق يحاط بغلاف يتكون من الخلايا المولدة للقرنية . وتمد الألياف العصبية الخارجة من الخلايا العصبية إلى الفص البصرى للمخ (دتيير ١٩٤٢) .

تحدث إختلافات كثيرة عن هذا النمط الأساسى ، فى يرقات الذباب المنشارى تكون المبصرات الجانبية أقرب إلى العيون ، وكل منها تحوى عدداً هائلاً من الخلايا الحسية وتغيب فيها العدسة البلورية . وليرقات (Megaloptera) Sialis, Dytiscus نفس المبصرات الجانبية ، ولكن فيها عدسة بلورية . فى الختام نجد أن يقرات Cyclorrhopha قد فقدت كل أثر خارجى للمبصرات الجانبية ، ولكن توجد بقع حساسة للضوء التى ربما كان مشتقة من المبصرات الجانبية فى الداخل على كل جانب من هيكل البلعوم .

وتعطى عدسات المبصرات الجانبية الصورة التى تسقط على عصا الابصار . وإذا كان الشيء قريباً من العين أكثر من ٠٫٨مم ، فإن الصورة تسقط على العصا المركزية ، ولكن إذا كان أبعد من ذلك ، فإن الصورة تتكون على العصا البعيدة (دتيير ١٩٤٣) . وبالتالى تسقط أغلب الصور على العصا البعيدة . ولما كانت هذه تتكون من ثلاث خلايا فقط ، فإن استقبال الصورة لايمكن أن يكو كافياً . وعلى ذلك فمن المحتمل أن تكون مهمة العدسة أساساً هى تركيز الضوء .

تستقبل كل مبصرةجانبية ضوءاً من المنطقة المواجهة لها ، وبالتالى لايحدث تداخل . واليرقات التى لها ستة من المبصرات الجانبية على كل جانب سوف تتأثر بـ١٢ نقطة من الضوء من أماكن مختلفة من الحقل المضيء ، وبالتالى سوف تشعر بصورة شطرنجية تقابلها من جانب لآخر بحركة الرأس ، حيث تمكنها من فحص مجال أكبر . ومن المعروف أن اليرقات يمكنها تمييز الأشكال وتوجيه نفسها فى اتجاه الحدود بين المناطق السوداء والبيضاء .



(شكل ٢٤ - ١١) أ ــ منظر جانبى لرأس يرقة توضح مواضع المبصرات الجانبية
ب ــ مقطع فى احدى المبصرات الجانبية (بعد دتيير ١٩٤٢ ــ ١٩٤٣)

٢٤-٥ أعضاء الحس الجليدية Dermal light sense

بعض الحشرات ، مثل يرقات Tenebrio تستطيع الاستجابة للضوء عندما تكون جميع المستقبلات البصرية غائبة . ويبدو أنه توجد مستقبلات ضوئية عامة على سطح الجسم ، ولكن لاتوجد أى أعضاء الحس وسيطة لتلك الاستجابة ، وتتحكم مولدات الكيتين فى الجراد فى أعضاء الحس الضوئية (تيفيل ١٩٦٧) .

الفصل الخامس والعشرون

إحـــداث الصـــوت

SOUND PRODUCTION

تحدث أصوات الحشرات باستعمال عدة طرق مختلفة ؛ فبعض الأصوات تنتج من عملية رفرفة الأجنحة أثناء الطيران . وقد لايكون لها أهمية بالنسبة للحشرة ، ولكن يكون لها عادة بعض الضرورة . وقد تحدث بعض التحورات لانتاجها . وفى بعض الحالات ينتج صوت من حك حافة الأجنحة فوق سلسلة من الخطوط من أجزاء أخرى من الجسم مما يجعلها ترفرف . وميكانيكية الاحتكاك هذه معروفة جيداً فى رتبتى مستقيمة وغمدية الأجنحة . وفى بعض متشابهة الأجنحة وحرشفية الأجنحة يوجد غشاء خاص يتذبذب بالتأثير المباشر للعضلة .

ويكون الصوت الناتج بواسطة حشرات كثيرة مصدر تنبيه أو إنذار للحشرات الأخرى ، أو كمنبه للمفترس المحتمل . وفى الحالة الأخيرة تعمل الحشرة على التظاهر والتمويه ، ويدخل فى ذلك لون وحركة الحشرة .

وتكون الأصوات التى من هذا النوع غير منتظمة ومجالها الترددى واسع . وتحدث الأصوات الخاصة أعضاء متخصصة تتكون من شوكة للصوت فى صور منتظمة . وبعض الأنواع لها عدد من الأغانى تتميز بالاختلاف فى توقيت الأصوات ، وهذه تستعمل فى ظروف مختلفة . والأصوات الخاصة عادة ماتستخدم فى الغزل ، ولكن قد تدخل كذلك فى الغزل ، أو التمييز الجنسى ، أو التجميع فى الحشرات الجماعية وغيرها من سلوك الاتصال .

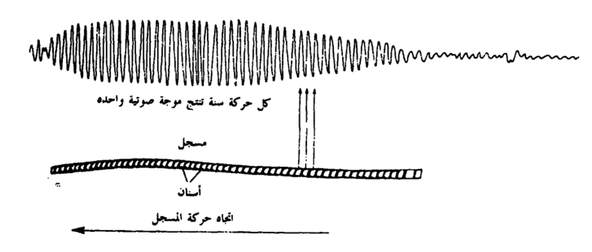
وتحدث الحشرات الصوت تحت ظروف بيئية معينة ، وقد تتحكم الظروف الداخلية (الهرمونات) بتوفير ظروف معينة يحدث فيها الصوت ، ويكون ذلك بالتأثير العصبى ، حيث توجد مراكز فى المخ ترتبط بمركز الاستقبال الحسى والتنبيه للمراكز فى العقد العصبية الحلقية وبالتالى ينطلق الصوت المناسب .

٢٥-١ ميكانيكية إحداث الصوت Mechanisms of the sounds produced

يمكن اعتبار الصوت الذى تحدثه الحشرات كتنبيه ميكانيكى من أى مصدر خارجى أو داخلى (بومفرى ١٨٥٠) ، حيث تحدث الرفرفة أو التذبذب فقط خلال الهواء أو الماء ، ولكن التذبذب ينتقل خلال طبقة سفلية . واصطلاح صرير Stridulation استعمله هاسكيل ١٩٦١ لأعضاء الحس ، بمعنى أن أى صوت يحدث بواسطة

حشرة لايتضمن أى شيء بالنسبة لطريقة إحداث الصوت .وتكون طبيعة الأصوات التى تحدثها الحشرات صعبة ، وهناك خلط كبير فى المراجع بهذا الخصوص (لمناقشة المصطلحات ارجع إلى برجثون ١٩٦٣) . وقد يحدث الصوت بصفه مستمرة ، كما هو الحال فى الضوضاء نتيجة لرفرفة الأجنحة ، ولكن عادة مايتكون من أصوات منفصلة يتخللها سكون . والصوت التكاملى (واحد فواحد) الذى تستقبله أذن الإنسان يسمى رفرفة (تغريد) وهذا قد يتكون من نبضة واحدة ، أو (كما فى صرصور الغيط) من سلسلة من النباضات أو الحركات . والحركة عبارة عن سلسلة منفصلة من الموجات الصوتية . وكل حركة قد تنتج من حركة منفصلة من جهاز الصرير ، أو قد تحدث هذه الحركة سلسلة من الحركات (قارن شكلى ٣٨٢ ، ٣٨٧) . وسلسلة الحركات التى قد تتكرر فى صورة منتظمة تسمى جملة Phrase .

وكثير من الحشرات قد تحدث أصواتا ، وهذه ربما تقسم إلى خمسة أنماط حسب الطريقة المستعملة فى إنتاج الصوت . وهى : صوت ينتج كمحصلة لأنشطة أخرى ، وأصوات تنتج باحتكاك جزء من الجسم مقابل غشاء سفلى ، وصوت يحدث من إحتكاك جزئين من الجسم ببعضهما ، أو صوت يحدث بواسطة الغشاء الطبلى ، أو صوت يصدر نتيجة مرور تيار فى الهواء .



(شكل ٢٥ - ١) رسم تخطيطى للمسجل ورسم جهاز التذبذب لنبضات الصوت الناتجة من قفل الغمد فى حشرة *Oecanthus* (بسكونيلى وبستل ١٩٥٥) .

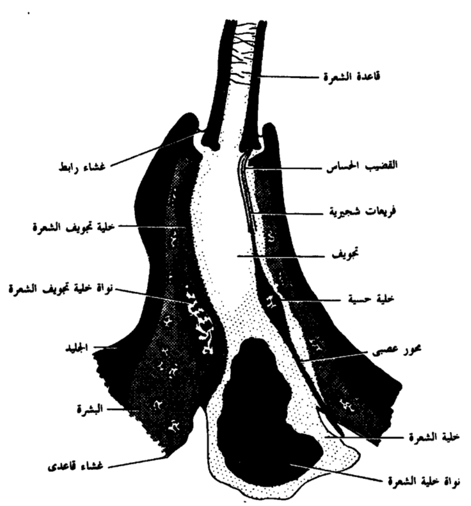
الفصـــل الســـادس والعشـــرون
استقبـــال المـــؤثرات الميكـــانيكية
MECHANORECEPTION

أعضاء الحس لميكانيكية تقوم بتوصيل التنبيه الميكانيكى لأى جزء من أجزاء الجسم . وهذا ينتج من لمس شىء أى ضغط على الذبذبات (الرفرفة) فى الهواء أو الماء المهاد sucbtratum . وعلى ذلك .. فاستقبال المؤثرات الكيماوية يضم حس السمع sense fo hearing وتوازن الجسم الذى يتحكم فى توجيه الحشرة والجاذبية .

ومستقبلات المؤثرات الميكانيكية تكون أما أعضاء حس بالملامسة Proprioceptors أو مستقبلات الجاذبية gravty receptors . وكثير من الشعيرات الموجودة على جسم الحشرة عبارة عن أعضاء لم Tactile organs وتلك تتأثر فقط عند أى تغيير أو تتأثر باستمرار خلال فترة التنبيه اللمسى . وهذا النوع يعمل كأعضاء حسية بالملامسة proprioceptors . أما النـوع الثـانى من أعضاء الحس الميكانيكية mechanoreceptors فهى أعضاء الحس الوترية chordotonal . وهـذه تتكـون من وحـدات منفصلة أو مجموعات من الوحدات . وتوجد فى أجزاء كثيرة من الجسم ، وتسجل التغيرات فى وضع الحلقات ، وكذلك تتأثر بالذبذبات من البيئة المحيطة ، وترتبط مع غشاء طبلى Tympanic membrane الذى يكون حراً فى التذبذب . وتلك تكون أعضاء السمع المعقدة التى توجد فى عدد من الحشرات . وأعضاء الحس القبوية Campaniform sensillae تستجيب أو تتأثر لأى ضغط على الجليد ، بينما توجد أعضاء الحس بالملامسة تعمل باللمس .

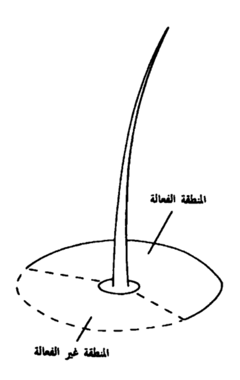
٢٦-١ الشعـيرات المتحـركة Trichoid sensillae

الشعرة المتحركة تشبه الشعرة العادية وتتصل بجدار الجسم بجراب غشائى Socket ، وبالتالى تكون حرة الحركة . وتنبع الشعرة من الخلية المولدة للشعرة Trichogen Cell ، أما الجراب ، فتكّونه خلية أخرى هى خلية تجويف الشعرة Tormogen cell . تقع هذه الشعرة فى منطقة البشرة (شكل ٢٦ ــ ١) ، وتتصل



(شكل ٢٦ - ١) رسم تخطيطى لقاعدة خلية شعرمتحركة من يرقة Aglais (عن دثير ١٩٦٣)

بكل شعرة خلية أو أكثر من الخلايا العصبية . وتختص الشعيرات فقط بالحس الميكانيكى ويتصل بها جسم خلية عصبية واحدة فقط ، ولكن الشعيرات الخاصة بالحس الكيماوى تكون تزود بأكثر من جسم خلية عصبية وهى تعمل كذلك كمستقبلات ميكانيكية . وعملية الحس أو فروعها قد يغلفها غلاف جليدى التركيب يمتد حتى سطح الجليد عند قاعدة الشعرة ، وتغلف بالجليد عند الانسلاخ (سلفر وآخرون ١٩٥٧) . وهذه الأنبوبة أو الجراب تسمى بالقضيب الحساس Scolopale (وقد يسمى كذلك بالغلاف الحساس Scolopoid أو الغلاف الجليدى (Cuticular sheath) . وفى الجزء البعيد قد يغطى بواسطة غطاء الغلاف الحساس Scolopale cap أو الجسم الطرفى apical body . وقد تنتهى الفريعات فى الغطاء ، أو قد تترك الغلاف وتمتد فى تجويف البشرة . وعادة ماتمتد نهاية الفريعات فى الجليد فى حافة واحدة فى قاعدة الشعرة . وتُحدث حركة الشعرة تنبيه فى نهاية العصب يؤدى إلى مستقبل فعال receptor potential . وفى بعض الشعيرات (مثل تلك التى توجد على حافة الصدر الأمامى للجراد) ينتج التوتر عند تحرك الشعرة فى أى اتجاه ، ولكن الشعرات الأخرى مثل التى توجد فى مرقد الشعرة (شكل ٢٦ ــ ٢) على الوجه تستجيب فقط عند تحريكها فى اتجاه معين (شكل ٢٦ ــ ٢) .



(شكل ٢٦ ــ ٢) شكل تخطيطي يوضح اتجاه حساسية الشعرة المتحركة ، الحركة فقط للأرقام فى اتجاه المنطقة الفعالة يؤدى إلى تنبيه عصبى (عن هيسل ١٩٦٠)

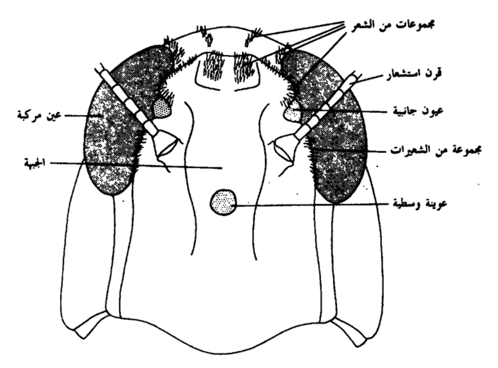
المستقبلات المتدرجة *Phasic receptors* : توجد شعرات لها القدرة على نقل التنبيه باللمس، وتُسمّى مستقبلات بالملامسة أو أعضاء حس لمسية Tactile ، وتوجد خاصة على قرون الاستشعار أو الرسغ وفى أى مكان تلامس به الحشرة الوسط المحيط بها . ويمكنها أن تحس بالذبذبات فى الوسط المحيط، وفى بعض الأحيان الأصوات إذا كانت شديدة .

وتستجيب الشعيرات للأصوات فى مدى ٣٢ – ١٠٠٠ (C. Sec) وذلك فى حالة الأصوات التى تحدث حول اليرقات . والصوت الشديد يحدث انقباض للعضلات الطولية ، وعلى ذلك تقوم الحشرات بحركات دودية برأسها . ونفس هذا النوع من الشعيرات يوجد على البطن من السطح السفلى ، وعلى القرون الشرجية للنطاطات . بينما تكون الشعيرات على القرون الشرجية للصرصور الأمريكى متزامنة مع تكرار التنبيه ، ولكنها لاتتزامن مع التردد (C. Sec) . ومن المشكوك فيه أن القرون الشرجية للنطاطات تكون ذات فعالية فى استقبال صرير الحشرات الأخرى . وقد تكون شعيرات البطن لها دور فى ذلك ، وخاصة فى وقت الغزل بين الحشرات .

وينتقل جزء من الصوت فقط عندما تكون سرعة الهواء ٤سم/ ثانية، ويكون كافياً لتنبيه شعيرات القرون الشرجية للجراد . وتقوم الصراصير بحركات مراوغة سريعة عندما يحدث تنبيه لتلك الشعيرات بواسطة نفخة من الهواء .

أعضـــاء الاستقبـــال التـــوترية Tonic receptors : هى تلك الشعيرات التى تبدى استجابة ترددية نتيجة لانحناء مفاصل الأرجل،وتوجد فى الصدر الأمامى وآلة وضع البيض،وفى أماكن أخرى من الجسم،خاصة المرتبطة بالمفاصل، حيث تؤدى وظائف كثيرة حسب موقعها ، ولكنها تتأقلم على جمع المعلومات،وتسمى فى تلك الحالة أعضاء حس بالملامسة Proprioceptors .

وفى بعض الأحيان تتجمع هذه الشعيرات مع بعضها مكونة مجموعات من الشعر hair beds . وتوجد على وجه الجراد (شكل ٢٦ – ٣) وعلى الصلبيات العنقية Cervical Sclerites وعلى منطقة اتصال الحرقفة بالصدر،وكذلك بين المدور والحرقفة ، وعلى منطقة اتصال الملامس الشفوية ، وعلى قاعدة البطن وغيرها (ارجع إلى ماركى ١٩٦٢) وتؤدى وظائف أخرى حسب موقعها .

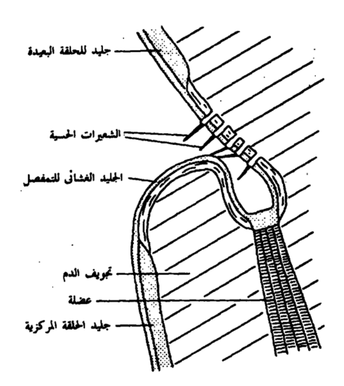


(شكل ٢٦ – ٣) منظر أمامى لمحفظة الرأس فى الجراد توضح مواقع مجموعات الشعيرات .

ويتم تنبيه مجموعات الشعر الوجهية فى الجراد بتيار الهواء على الوجه بسرعة ٢ متر/ ثانية أو اكثر . وتلك توضح اتجاه المنبه ، وبالتالى توجه نفسها ، وعلى ذلك تستجيب للهواء الذى يمر على طول محور الحشرة . حيث تساعد الحشرة على التوجيه مع الريح على الأرض وتساعد فى التحكم فى عدم انحرافها عندما تكون طائرة ، بينما يحدث التنبيه غير المتوافق لمجموعات الشعر بكلا الجانبين للاختلاف فى تذبذب الأجنحة ، كذلك ينشط تنبيه مجموعات الشعيرات للاستجابة للطيران،حيث تضع أرجلها فى وضع الطيران واستمرار الطير. وعندما توجد مجموعات الشعيرات فى أماكن التمفصل فى هيكل الحشرة يتم تنبيهها بالتلامس مع الأسطح المجاورة (شكل ٢٦ – ٤) ، ولذلك فهى تعمل كأعضاء حس بالملامسة . ومجموعة الشعيرات الموجودة على الصلبية العنقية الأولى تمد الحشرة

بمعلومات عن وضع الرأس وهى مهمة فى فرس النبى أثناء تناوله للطعام ، وتساعد فى استقرار الجراد فى الطيران ، وذلك عندما تكون الرأس موجهة بالضوء من الظهر والصدر مصطف مع الرأس . ومجموعات الشعيرات مهمة كذلك بالنسبة لتمييز الجاذبية القادرة على التوجيه هذا هام بالنسبة لأغلب الحشرات ، ولكنه هام كذلك فى رقصات الاتصال Communiction dances فى النحل ، فالرأس فى النحل منفصلة عن الصدر بواسطة زائدتين جليدتين وتمتد للأمام مع فوق الاسترنة episterna ، وتتمفصل مع القفى accipital condyle عند مؤخرة الرأس . توجد مجموعات من الشعيرات على السطح الخارجى لكل واحدة من تلك الزوائد ، حيث إنه عندما تكون الحشرة على سطح مستوٍ تكون الشعيرات على اتصال بمحفظة الرأس . ومركز الجاذبية فى الرأس يكون أسفل نقطة اتصالها مع الصدر ، ولذلك عندما تتسلق الحشرة إلى أعلى فإن الرأس تنكس إلى أسفل ، والشعيرات العنقية تتنبه أكثر من الظهرية ، ولكن مشيها لأسفل فان الأجزاء البطنية من الرأس تتعلق لأسفل بعيداً عن الصدر . وعلى ذلك يكون تنبيه الشعرات الظهرية لتلك المجموعات hair beds أقوى من البطنية . دورانها من جانب لآخر على سطح رأسى أو عمودى يتميز بكثافة القوى على كلا الجانبين .

وتعمل الشعيرات الحسية بالملامسة الكبيرة Tactile setae على أرجل الصرصور بطريقة مختلفة عن شعيرات الحس اللمسية الأخرى . فعند قاعدة كل شعيرة عند اتصالها مع غشاء التجويف توجد شعرة حسية جرسية Campani form sensillum قطرها ١٠ – ١٥ ميكروناً فقد تثنى حركة الشوكة الغشاء،فيضغط على الشعيرة،وبالتالى يحدث لها التنبية .



(شكل ٢٦ – ٤) رسم تخطيطى يوضح الطريقة التى تنبه بها شوكة الشعيرات الحسية عند الدخول فى تلامس مع الجليد المجاور .

٢٦-٢ أعضـــاء حســـية وتـــرية (مـــرنة) Chordotonal organs

تتكون أعضاء الحس الوترية (المرنة) chordotonal or scolopopharas من وحدات منفصلة أو مجموعات من الوحدات المتماثلة تسمى Scolopidia القضبات الحسية،وتوجد فى مستوى تحت الجليد بدون أى علامه على وجودها . وتتصل بالجليد من نهاية أو كلتا النهايتين .

وكل قضيب حسى يتكون أساساً من ثلاث خلايا مرتبه خط طولى وأجسام الخلايا العصبية وغلاف أو خلية الوتر السمعى Scolopale Cell . وروابط أو خلية قمية Cap Cell . والقضبان الحسية فى الجراد عبارة عن عضو طبلى Tympanal organ،ويكون لها خلية ليفية حول قاعدة الزوائد الشجيرية (شكل ٢٦ - ٥) . وفى هذه الحالة (على الأقل) تحتوى النهايات الشجيرية على أهداب على حلقة محيطية مكونة من تسعة أزواج من الخيوط الدقيقة . وتمتد جذورها للخارج خلال الفريعات الشجيرية . وتقع قمة الهدب فى قضيب قمى Scolopale Cap ، حيث يوجد قضيب سمعى قنوى .

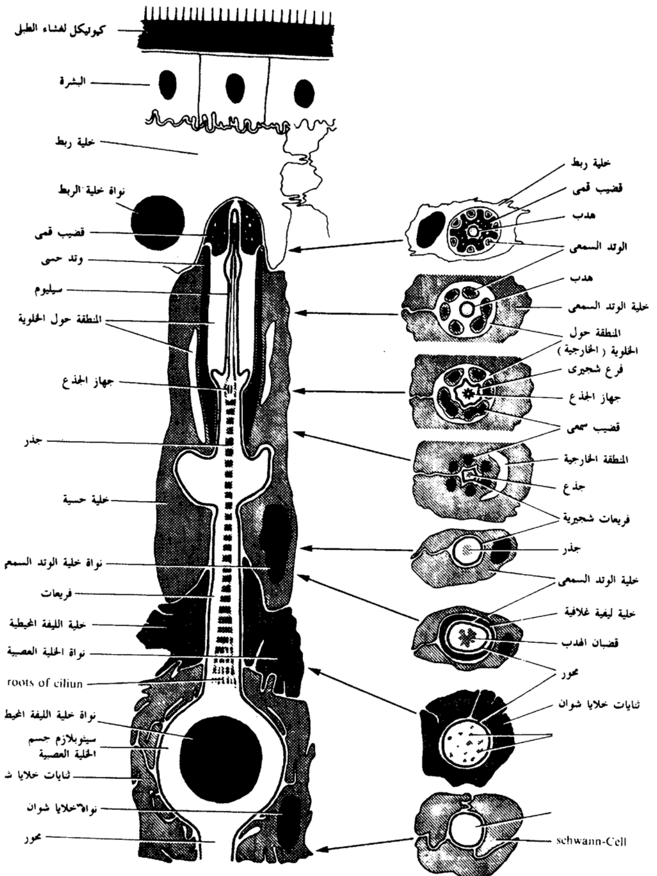
وفى الجراد يتكون ذلك من ٥-٧ قضبان من مادة ليفية تترتب فى دائرة مغلقة تحاط بالأهداف فى المساحة الموجودة حول الخلايا،ولاتعرف طبيعة محتويات الفراغات بين الخلوية ، وتتصل خلية الربط attachment cell مع خلايا البشرة للشعرة (جربى ١٩٦٠).راجع بحث هوز (١٩٦٨) .

وتوجد أعضاء الحس الوترية فى المناطق المحيطية بجسم الحشرة . وفى يرقة الدروسوفيلا يوجد حوالى ٩٠ عضواً من هذا النوع . كل واحد يحوى من ١-٥ من القضبات الحسية Scolopidia مرتبة حلقياً ومعلقة فى مناطق على جدار الجسم وعلى ذلك فهى تعمل كأعضاء حس بالملامسة (شكل ٢٦ ــ ٦) .

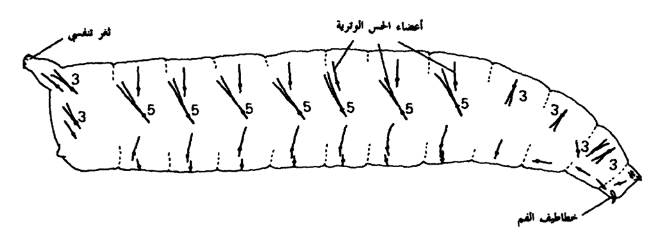
وفى حشرة *Melanoplus* (مستقيمة الأجنحة) يوجد ٧٦ زوجاً منها . وفى صدر كثير من الحشرات توجد أعضاء حس وترية كبيرة ، تحوى حوالى ٢٠ قضيباً حسياً ، حيث تسجل حركات الرأس على الصدر وفى أخرى توجد عند قاعدة الجناح (وليس مستقيمة الأجنحة) تسجل بعض الضغط الذى تحدثه الأجنحة على الجسم .

فى النحل يوجد ٣ من هذه الأعضاء كل به من ١٥ - ٣٠ قضيباً حسياً . عند قاعدة العروق ، الكعبرى radial وتحت الضلعى subcostal vein وفى تجويف العرق الكعبرى .

وتوجد أربعة أعضاء حس وترية فى كل رجل . الأولى متصلة عمودياً مع الفخذ ومن الطرف البعيد تدخل فى وصلة الركبة . وفى حشرة *Machilis* يحتوى هذا العضو على ٧ قضبان حسية وفى النطاطات يوجد حوالى ٣٠٠ قضيباً موازيـاً للساق،حيث يوجد عضو تحت الركبة subgenual.وفى الطرف البعيد يوجد عضو حسى وترى آخر يحتوى على ٦٠ قضيباً حسياً . أما فى النحل فيوجد فى النسيج الضام للساق،ويمتد فى منطقة اتصال الساق بالرسغ . وأخيراً يمتد عضو صغير له ٣ قضبان حسية فقط من الرسغ إلى ماقبل الرسغ Pretarsus . وهذه الأعضاء تعمل كأعضاء حس بالملامسة،وتوجد عند تمفصل الأرجل .



(شكل ٢٦ - ٥) مقطع طولى تخطيطى فى قضيب حسى من الغشاء الطبلى للجراد مع مقاطع عرضية على المستويات المذكورة (جرى ١٩٦٠



(شكل ٢٦ — ٦) رسم تخطيطي ليرقة الدروسوفيلا يوضح أعضاء حس الوترية . الأرقام تدل على عدد القضبان الحسية في كل عضو حسي ، غير المرقمة بها واحد فقط (هوردج ١٩٦٥) .

٢٦-٢-١ أعضــاء تحت الركبـة

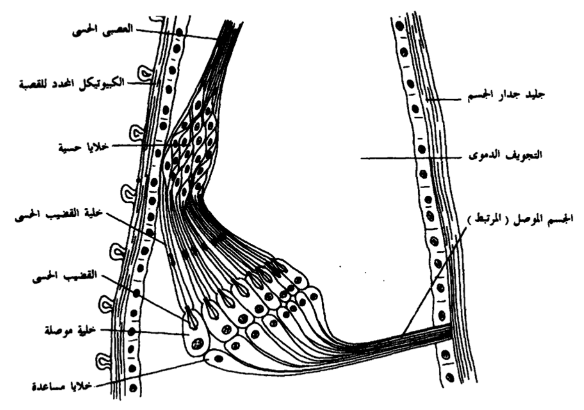
عضو تحت الركبة هو عضو حس وترى ، عادة مايحتوى على ١٠ إلى ٤٠ قضيبًا حسيًا فى الجزء القريب من محور الساق ولايتصل مع أى تمفصل . وتجمع الزوائد الخلايا المساعدة فى النهايات البعيدة للقضبان الحسية مع بعضها فى جسم مرتبط attachment body يثبت فى الجليد فى مكان محدد ، بينما النهايات القريبة من المحور تدعم بقصبات هوائية (شكل ٢٦ – ٧) .

وغالباً مايتكون العضو من جزئين ، واحد قريب من المحور يُسمى بالعضو تحت الركبة الحقيقى True Subgenual organ (دبياسيو ١٩٣٨) ، والآخر أكثر بعداً من الأول وكلاهما موجود فى الرعاشات Odonata ، وجلدية الأجنحة ومستقيمة الأجنحة ، ولكن فى متشابهة الأجنحة ، ومختلفة الأجنحة ، وشبكية الأجنحة وحرشفية الأجنحة يوجد فقط العضو البعيد distal organ، ولكن فى Machilis ، غمدية الأجنحة وثنائية الأجنحة لايوجد عضو تحت الركبة قطعياً .

وتتذبذب الأعضاء الحساسة فى الوسط المحيط ولصوت الهواء إذا ماكان ذا شدة كافية لجعل الرجل أو الوسط المحيط يتذبذب . وفى الصرصور الأمريكى مثلاً حساسة حتى ١٠$^{-٩}$ – ١٠$^{-٧}$. وعضو تحت الركبة فى الصرصور حساس للتذبذب ، ويتردد حتى ٨ (Kc sec.) بمتوسط ١٥٠٠ (C. sec) . وذبابة الكاليفورا Calliphora التى ليس لها عضو تحت الركبة من ناحية أخرى تستجيب فقط لتغيير أعلى من ١٠$^{-٥}$ بمدى ترددى ٥٠ – ١٠٠٠ (C. sec.) .

فى هذه الحالات فإن الشعيرات الحسية التى تستجيب للذبذبات هى عضو الحس الوترى وفى الساق – الرسغى tibio-tarsal chordotonal organ ، يتكون من شعيرات الرسغ ومجموعات الشعيرات بين التمفصلات فى الأرجل .

واستجابة أعضاء تحت الركبة فى الصرصور متلائمة مع تردد المنبه حتى ٥٠ (C. sec.) (هوز ١٩٦٤) ، ولكن فى الترددات المرتفعة لاتكون متوافقة . وفى الطبيعة من غير المرغوب فيه أن يكون نبرة نقية Pure tone .



(شكل ٢٦ - ٧) رسم تخطيطى لعضو تحت الركبة للنمل (عن هوردج ١٩٦٥) .

وميكانيكية تنبيه عضو الحس تحت الركبة غير واضحة (معلومة) للآن . ربما يكون تذبذب الأرجل مؤديا إلى دوار للدم فى الرجل ، وتلك تؤدى إلى حركة عضو الحس تحت الركبة،وبالتالى يحدث تنبيه لعضو الحس . وعلى النقيض الرجل ربما يسبب تذبذبا للعضو بتردده الطبيعى ، ولكن بسبب تجمع الخلايا الموصلة (الرابطة) مع بعضها واتصالها بالجليد يحدث تردد طبيعى مختلف عن خلية القضيب الحسى التى تكون حرة نسبياً ، حيث إن الجزء البعيد والقريب للعضو يتذبذب ، مع الترددات المختلفة،وبالتالى يحدث تغييرات سريعة ومعقدة على القوى التى تعمل فى منطقة الإتصال بين الجزئين،وتلك التغييرات السريعة تعمل على المساعدة فى التنبيه للخلايا الحسية (هوز ١٩٦٢) .

٢٦-٢-٢ عضـــو جونســـون

عضو جونسون هو من أعضاء الحس الوترية ويقع فى العقدة الثانية من قرن الاستشعار ويمتد طرفه البعيد فى منطقة ربط العقدة الثانية مع الثالثة . ويوجد ذلك العضو فى جميع الحشرات اليافعة ماعدا الكولمبولا وثنائية الأجنحة . ويوجد فى صورة بسيطة فى كثير من اليرقات،وهو يتكون من كتلة واحدة أو مجموعات مختلفة من القضبات الحسية ويكون متقدما فى ذكور بعوض الكيولكس والهاموش التى يستطيل فيها العزق Pedicel ليحتضن العضو . وفى البعوض تكون قاعدة سوط قرن الاستشعار صفيحة تمتد فيها الزوائد لكى تمتد فيها القضبان الحسية (شكل ٢٦ - ٨) . وهذه الأخيرة ترتب فى حلقتين حول

محور قرن الاستشعار ، وبالإضافة لذلك يوجد ثلاثة قضبان مفردة تمتد من الأصل (عقدة قاعدة قرن الاستشعار) Scape حتى السوط .

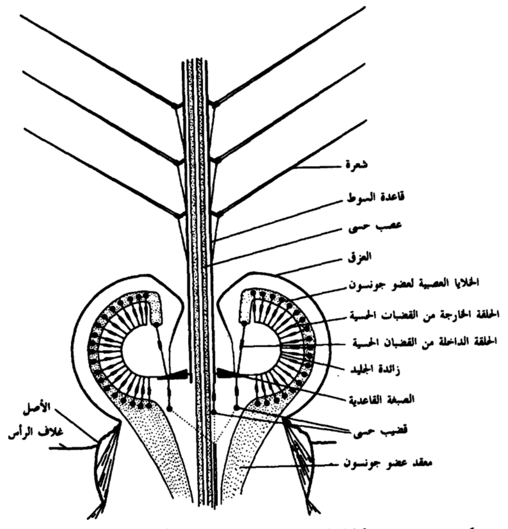
ويميز عضو جونسون حركات سوط قرن الاستشعار . فى ذبابة *Calliphora* . تستجيب غالبية أعضاء الحس الخاصة بعضو جونسون للحركة فى السوط وبالتالى للتردد وتنتج الاستجابة للبدء والإقفال .

وتزيد الاستجابة (البدء) بزيادة المنبه ، أما إذا كان المنبه لمدة قصيرة جداً فقد يحدث استجابة (للإقفال) ذلك عند التنبيه ذى التردد العالى وأى تغيير كبير فى الاثاره ، وتستجيب بعض الشعيرات الحسية للمنبه فى أى اتجاه وغيرها تستجيب إذا ماكان من اتجاه محدد . والاحتكاك هو أكثر المنبهات فعالية (بيركاردت ١٩٦٠) . حتى أن حركة السوط قد يكون لها أكثر من مسبب . ويقوم عضو جونسون بعدة وظائف فى أى حشرة . ففى ذبابة *Calliphora* يعمل عضو جونسون كمقياس لسرعة الطيران ، ويختص باستمرار بالتحكم فى سرعة الطيران . وهبوب الرياح على الوجه تجعل الـ arista تعمل كذراع ، ودوران عقلة قرن الاستشعار الثالثة على الثانية (شكل ١ - ٨) . وتلك تؤدى إلى تنبيه عضو جونسون . وربما أن أغلب أعضاء الحس ذات طبيعة تلامسية ، فإنها تستجيب بالتغيير فى درجة دوران rotation للحلقة الثالثة . وحتى مع تيار هواء مستقر، فإن قرن الاستشعار يهتز ، وعلى ذلك فإنه يحدث تنبيه لعضو جونسون . كلما زادت زاوية الدوران الترددى، زاد عدد القضبان الحسية التى يحدث لها تنبيه .

ويميز عضو جونسون كذلك الأصوات التى يحملها الهواء لحشرة الكاليفوا . ولكن استعماله كعضو سمع معروف فى الهاموش والبعوض (الكيولكس) حيث يمكن للذكور معرفة الإناث من تون الطيران . وذكور هذه الحشرات لها قرن استشعار من النوع الريشى المضاعف Plumose الذى يميز بكثرة الشعيرات الطويلة الكثيفة حيث توجد بين الحلقات فى قرن الاستشعار وتتذبذب الشعيرات بموجات الصوت ، وتأثيرها المزدوج يحدث حركة السوط . وذكور بعوض الايدس تكون مستعدة للتزاوج بتردد حوالى ٤٠٠ - ٦٥٠ (C. sec) ، ولكنها تزيد كلما تقدمت الحشرة فى العمر، وكذلك تكون أوسع فى حالة الذكور التى لم تتزاوج عنها فى حالة الذكور التى سبق لها التزاوج تظهر أصوات بمعدلات ترددية أخرى كنوع من التفاعل، مثل : حركة التنظيف ، الطيران ، التجمد (روث ١٩٤٨) .

ولكى يجد الذكر الذى حدث له التنبيه ، الأنثى لابد أن يكون عنده المقدرة على تمييز الاتجاه الذى يأتى منه الصوت . ومن المعتقد أن الموجات الصوتية تكون متزامنة مع حركة الصفيحة القاعدية basal plate للسوط للداخل والخارج (شكل ٢٦ - -٨) . وتستجيب الشعيرات الحسية للحلقة الداخلية لعضو جونسون عندما تحتك وذلك عند ضغط الصفيحة القاعدية للداخل . ولذلك يكون التردد الناتج بنفس قدر المنبه . وفى حالة الشعيرات فى الحلقة الخارجية يكون الناتج الضعف لأن بعض الخلايا تستجيب لحركة البدء وأخرى للاقفال، وعلى ذلك فإن تردد التأثير العام يحتوى على تردد التنبيه وتجانسه harmonic .

وفى حشرة *Natonecta* يختص عضو جونسون بالتوجيه فى الماء . وتمتد فقاقيع الهواء بين الرأس وقرون الاستشعار ، وكذلك عندما يكون الاتجاه صحيحاً على ظهرها، فإن قرن الاستشعار يكون بعيداً عن الرأس . أما إذا كانت الحشرة فى الاتجاه الخطأ، فإن قرن الاستشعار يقترب من الرأس . ويميز عضو جونسون هذا الوضع .



(شكل ٢٦ - ٨) رسم تخطيطى للجزء القاعدى من قرن الاستشعار لذكر البعوض يوضح عضو جونسون .

وعندما يكون عضو جونسون مكتمل النمو، فإن أعضاء الحس بالملامسة الأخرى تغيب من قرن الاستشعار ، ولكن فى أغلب الحشرات توجد أعضاء إضافية فى العقد القاعدية والطرفية لقرن الأستشعار تعمل كأعضاء حس بالملامسة .

٢٦-٢-٣ أعضاء الحس الطبلية

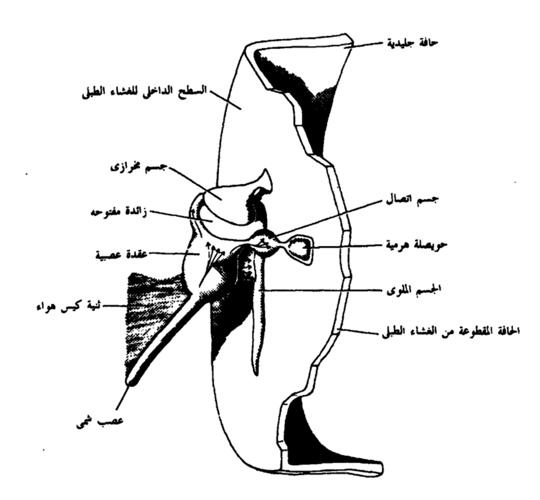
تركيب وتكوين أعضاء الحس الطبلية : الأعضاء الطبلية هى أعضاء حس بالملامسة خاصة . وتتكون من منطقة رقيقة من الجليد وهو الغشاء الطبلى Tympanic membrane، ويوجد خلفه كيس هوائى، وبالتالى يكون الغشاء حر الحركة فى الذبذبة . ويتصل بالسطح الداخلى للغشاء، أو يكون ملاصقاً له عضو حسى بالملامسة مكون من قضيب حسى ، ويوجد العضو الطبلى على رجل الصدر الأمامى فى فصيلة صراصير الغيط . وعلى الصدر الأوسط فى فصيلة

Hydrocorisae مثل Plea, Corixa .. أو على الصدر الخلفى فى Noctuoidae (حرشفية الأجنحة) . وعلى البطن فى *Geometroidea, Pyralidoidae, Acrididae* .

فى أفراد Acrididae يوجد غشاء طبلى على زائدة توجد على كل جانب من الحلقة البطنية الأولى، ومساحة الغشاء الطبلى فى الجراد حوالى ٢,٥ × ١,٥ مم٢، وعلى الحافة الأمامية يوجد ثغر تنفس يؤدى إلى كيس هوائى أسفل الغشاء الطبلى (شكل ٢٦ – ١٠) . ويتصل عضو الحس بالملامسة بمركز الغشاء الطبلى وهو معقد يحتوى على ٨٠ جسم خلية عصبية تتجمع مع خلايا الجسم فى عقدة عصبية (شكل ٢٦ – ٩) .

وتتصل وحدات حسية من العقدة العصبية مع الغشاء الطبلى فى أربع مجموعات منفصلة تتصل بالحافة، أو انغماد من الجليد . وتتصل القضبان الحسية Scolopodia مع البشرة والخلايا الموصلة attachment Cells (شكل ٢٦ – ٥) .

وتمتد القصيبات الهوائية فى البشرة والخلايا الموصلة، ولكن ليس داخل العقدة العصبية . وتتصل عضلتان مع حافة الغشاء الطبلى، ولكن وظيفتهما غير معلومة .



(شكل ٢٦ – ٩) رسم تخطيطى يوضح طريقة اتصال العقدة العصبية الشمية ، للسطح الداخلى للغشاء الطبلى فى الجراد . الجسم المخرازى والزائدة الصولجانية ذات تركيب جليدى . توجيه القضبان الحسية موضحة بالأسهم .

ويتماثل العضو الطبلى فى كل من Grylloidea و Tettigonioidea، حيث يقع فى قاعدة الساق الأمامية ويحمل غشاءً طبليا على كلا الجانبين . وغالباً مايكون العضو الطبلى الخارجى أكبر من الداخلى . وأحياناً كما فى Gryllo talpa يوجد العضو الخارجى فقط . فى أغلب Tettigonioidea تحتمى الأغشية الطبلية فى ثنيات أمامية لجليد الساق (شكل ٢٦ – ١١) ويكون تجويف الرجل كله بين الأغشية الطبلية مشغولاً بالقصيبات الهوائية التى تنقسم إلى اثنين بواسطة غشاء حافى rigid، ويتحدد الحيز الدموى فى الرجل فى قنوات من الأمام والخلف .

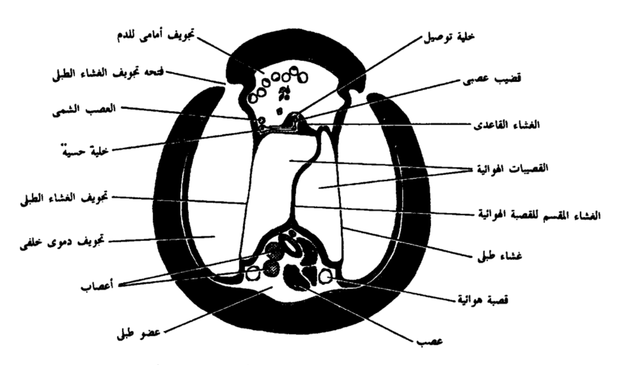
وتحتوى أعضاء الحس الوترية الأساسية ، فى *Decticus* على ٤٠ قضيباً حسياً . وأقرب سبعة منها تتحدد مع العضو الوسطى Intermediate organ ، وأعضاء الحس الوترية (شكل ٢٦ – ١٢) وباقيها يمتد متوازياً مع بعضه فى صف بطنى . وتصغر الخلايا الحسية فى اتجاه الطرف البعيد . ويقع العضو كله بين الخلايا القصبية البرعمية والغشاء القاعدى لتلك الخلايا . وتُضبط خلايا القمة Cap Cells للقضبان الحسية الغشاء القاعدى (شواب ١٩٠٦) .

وتستقبل فى العصب (Crista acoustica) دائما فرعًا من العضو الوسط . وآخر قد تستقبل من عضو تحت الفك ، ولكن الأخير له وصلة عصبية أخرى بالعصب الرئيسى الموصل للرجل .

وفى تلك الحشرات وفى Acrididae تكون أعضاء الحس الوترية موجودة فى جميع الأعمار، ولكن من المحتمل أن تقوم بوظيفتها فقط فى العمر اليرق الأخير والحشرة اليافعة .



(شكل ٢٦ – ١٠) رسم تخطيطى خلال قاعدة البطن فى النطاطات ، يوضح موقع الأغشية الطبلية ، أكياس الهواء والفتحات التنفسية .



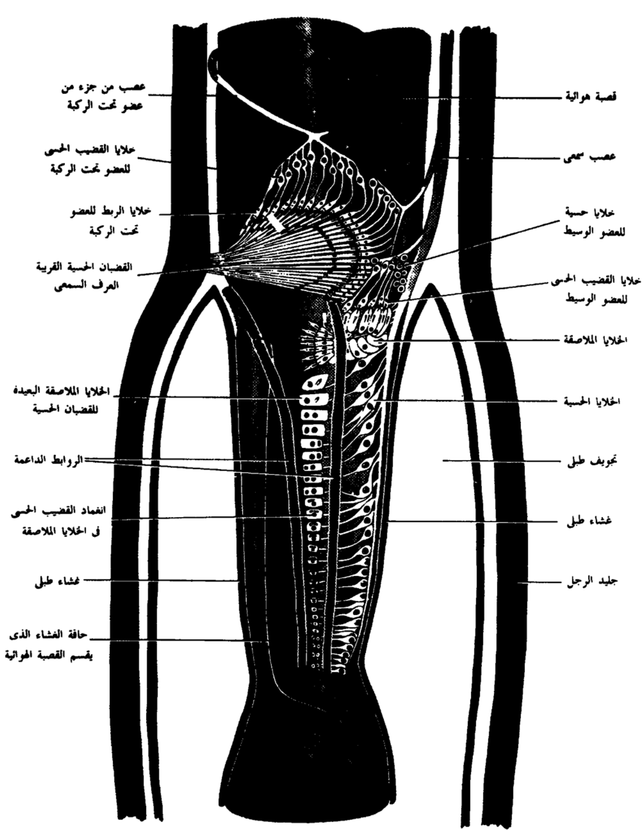
(شكل ٢٦ - ١١) مقطع عرضى خلال قاعدة الساق الأمامية يوضح ترتيب أعضاء الحس الطبلية .

وأعضاء الحس الوترية فى Noctuoidea تحتل الجزء الخلفى من الصدر الخلفى (شكل ٢٦ - ١٣) . والغشاء الطبلى يقابله تجويف بين الصدر والبطن يغطى بالفص القاعدى للجناح الخلفى . وبجانب الغشاء الطبلى (وينفصل عنه بحافة مدعمة) يوجد غشاء موصل رقيق أبيض اللون (Conjunctive) ، بينما يوجد غشاء ثان فى الوسط يماثل الغشاء الطبلى ولكن بدون عضو حسى . وهذا الغشاء الثانى هو الغشاء المحيط بالطبلة Counter tympanic membrane الذى يحتمل أن يكون تركيباً مساعداً . عضو الحس الذى يتصل بظهر الغشاء الطبلى يحتوى فقط على قضيبين حساسيين ويدعم بواسطة سنادة هيكلية apodemal ligament (رويدر وتريت ١٩٥٧) .

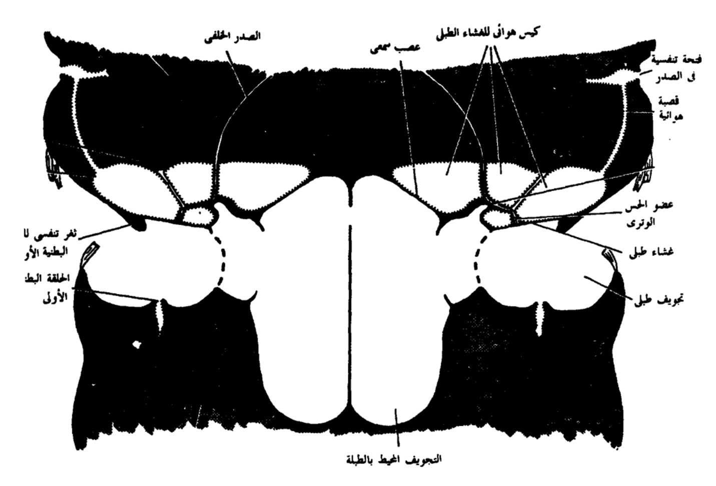
وفى حشرة Cicadas يقع زوج من الأغشية الطبلية فى الناحية البطنية الجانبية من النهاية الخلفية للحلقة البطنية الأولى خلف الغشاء الملتوى Folded membrane وأسفل الغطاء Oper culum . وتستمر أكياس الهواء التى توجد خلفها عبر التجويف البطنى . وكل عضو وترى يحوى حوالى ١٥٠٠ قضيب حساس داخل محفظة طبلية جليدية ومتصلة مع الحافة الخلفية للعضو الطبلى بواسطة زائدة هيكلية apodeme .

٢٦-٣-٤ أداء أعضـاء الحس الطبلية

تقوم المستقبلات السمعية باستقبال نبضات الضغط الذى يأتى من مصدر الصوت،أو تستقبل التغير فى الهواء نتيجة للذبذبات .



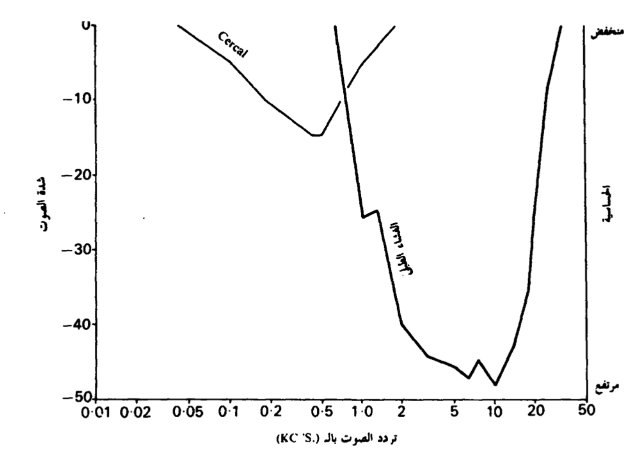
(شكل ٢٦ - ١٢) مقطع طولى للساق الأمامية لحشرة Decricus (Tettigoniid) يوضح ترتيب العضو الطبلى وأعضاء الحس الوترية المتصلة به (شواب ١٩٠٦) .



(شكل ٢٦ - ١٣) رسم تخطيطى لمقطع طولى خلال الصدر الخلفى وقاعدة البطن لفراشات *Notuidae* يوضح الجهاز الطبلى (بعد رويدر وتريث ١٩٥٧)

هناك نوعان من المستقبلات تُسمَّى بالترتيب : مستقبلات الضغط Presure receiver والمستقبل البديل displacememt receiver وأعضاء الحس الطبلية وكذلك الأعضاء الأخرى الحساسة للصوت عبارة عن مستقبلات بديلة displacement . لكى يقوم المستقبل البديل displacement بوظيفته يجب أن يكون العضو الطبلى tympanum حراً فى التذبذب بدون أى عائق وأن يكون كلا الجانبين للعضو الطبلى معرضاً للضوء .

فى الحشرات تخفيض تذبذب الغشاء الطبلى إلى الحد الأدنى بواسطة الأكياس الهوائية التى خلفها . بينما كلا جانب الغشاء الطبلى يكون معرضاً للصوت إما بواسطة العزق بين الكيس الهوائى والهواء الخارجى من خلال الفتحة التنفسية القريبة كما فى Acrididae (شكل ٢٦ ـــ ١٠) و Cicadidae ، أو بأنها تحوى غشاءين متجاورين كما فى *Grylloidea* وحرشفية الأجنحة (شكل ٢٦ - ١١ ، ٢٦ - ١٢)والصوت الذى يصطدم impinging بالغشاء الطبلى يجعله يتحرك ، وتنبه تلك الحركة الخلايا الحسية للعضو الحسى الوترى ، وعلى ذلك تنتقل النبضات إلى العصب السمعى . والطريقة التى يحدث بها تذبذب للغشاء وانتقاله ينتج تغييرات كهربية فى الخلايا الحسية غير معروفة للآن .



(شكل ٢٦ – ١٤) شدة الصوت بترددات مختلفة الضرورية لانتاج استجابة فى الأعصاب من شعيرات القرون الشرجية وأعضاء الحس الوترية فى حشرة Oxya (بعد كاتسولى وسوجا ١٩٦٠).

وتستجيب الأعضاء الطبلية للمجموعات المختلفة من الحشرات لمدى واسع من التردد - الذى يكون عموماً مرتبطاً مع تردد الصوت الناتج من الاحتكاك . وتستجيب Acrididae للأصوات بالترددات من ١٠٠ (C. šec.) إلى ٥٠ (Kc. šec) و Tettigoniids من ١–١٠٠ (Kc. šce) و gryllids من ٢٠٠ (C. šec) إلى ١٥ (kc 'sce) و Noctuids من ١ + ٢٤٠ (kc 'sce) و Cicadas من ١٠٠ (Csec) إلى ١٥ (Kc. šec) . عموماً الحشرات تكون غير قادرة على التمييز بين الأصوات مختلفة الترددات . وفى الجراد Schistocerca و Locusta تكون التنبيهات فى العصب السمعى منفصلة تماماً عن تردد النبضات ، وقد يحدث عزل للأصوات discriminati..n فى عقدة الصدر الخلفى التى لها استجابة مختلفة تناسب تردد معين (هوردج ١٩٦١) . وللعضو الطبلى فى حشرة *Gampsocleis* (مستقيمة الأجنحة) نمطين من أجسام الخلايا العصبية ذات الحساسية العالية للترددات المختلفة (كاتسوكى وسوجا ١٩٦٠) عموماً العضو الطبلى يكون أكثر حساسية للمنبه ذى التردد العالى عن التردد المنخفض (شكل ٢٦ — ١٤) .

توجيه الحساسية Directional sensitivity : من الأشياء المميزة للمستقبلات الصوتية البديلة displacemen sound receivers هو أنها تظهر حساسية التوجيه ، حيث تكون أكثر حساسية لموجات الصوت التى ترتطم بالجهاز الطبلى

على الموجات المناسبة لمساحة سطحها . ولذلك تستطيع الحشرات أن تحدد مصدر الصوت . وقد وضعت الطريقة التى من الممكن أن يتم بها التوجه فى حشرات tettigoniids التى تكون حساسيتها منخفضة للأصوات القادمة من الجهة المقابلة للرجل على كل جانب ، ومن هذه المنطقة تزيد الحساسية بحدة . وكلما مشت الحشرة للأمام فى اتجاه مصدر الصوت استمرت الرجل الأمامية على الجانب الآخر للصوت فى الحركة حتى تبدأ شدة الصوت (المنبه) فى التغير بسرعة . عند هذه النقطة تتوقف رجل الحشرة عن الحركة ولكن الغشاء الطبلى الموجود بالرجل من الجانب يكون متهيئا على أساس عدم حدوث تغير سريع فى سرعة المنبه ، وتستمر الرجل فى الحركة للأمام ، نتيجة لذلك ، وتحرك الحشرة pivoted تحرك رجلها فى اتجاه مصدر الصوت وهذه العملية تتكرر حتى توجه الحشرة نحو الهدف .

٢٦-٢-٥ وظائف العضو الطبلى

تلعب الأعضاء الطبلية دوراً هاما فى سلوك الزواج فى الحشرات التى يكون فيها التنبيه بالاحتكاك أو سمعيا حيث يساعد ذلك على تحديد الاتجاه للجنس الآخر . وهى مهمة أيضا فى تجميع الجراد Cicadidae ودور العضو الطبلى فى حرشفية الأجنحة هو تمييز الأصوات التى تنتج عن الخفافيش . وتنتج الحشرات ،مثل Myotis نبضات صغيرة من الصوت حوالى (0.5 mesec. Long) ، تنفصل بمدى ٥-٦ (me - sec) عندما تكون فى حالة صيد . وتردد كل نبضة pulse تبدأ من ١٠٠ (Kc. Sec) وتنزل إلى ٣٠ (Kc. Sec) أو أقل (جرفيه وآخرون ١٩٦٠) . والعضو الطبلى فى Noctuids يكون حساساً أعلى من كل هذا المدى بأقصى درجة حساسية ١٥ ، ٦٠ (Kc. Sec) . على خلاف العضو الطبلى فى مستقيمة الأجنحة الذى تأقلم على التنبيه المستمر .

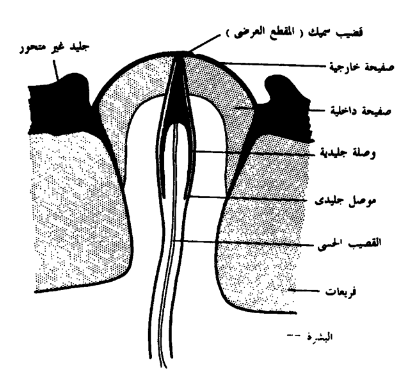
ويمكن للفراشات أن تمييز الخفافيش من على بعد ١٠٠ قدماً . ومن تلك المسافة تكون شدة التنبيه منخفضة، ويزيد تردد النبضات مع شدة الصوت، وعلى ذلك كلما اقترب الخفاش فإن تردد النبض فى العصب السمعى يزيد وفى النهاية تكون النبضات قريبة من بعضها حتى أن الفراشة يحدث لها تنبيه لكى تقوم باستجابة للتحاشى auoiding action .

٢٦-٢-٦ شعيرات حسية جرسية

الشعيرات الحسية الجرسية عبارة عن مساحات من الجليد الرقيق . ذات القبو، وغالباً ماتكون بيضاوية فى الشكل لها قطر طولى ٢٠ - ٣٠ ميكروناً (شكل ٢٦ - ١٥) . وتزداد القبة dome سمكا على امتداد المحور الطولى وتمتد فيها فريعات خلية عصبية واحدة غالباً ماتحاط بقضيب حسى . وهذه الشعيرات الحسية غالباً ماتوجد فى مجموعات ، وجميع الشعيرات فى كل مجموعة لها نفس التوجيه، وكذلك الاتصال بنفس الليفة العصبية، ولذلك فهى تعمل كوحدة واحدة .

وتوجد هذه الشعيرات الحسية الجرسية فى جميع أجزاء الجسم المعرضة للضغط، وتتركز قريباً من أماكن التمفصل، مثل قاعدة الجناح، أو دبوس الأتزان فى ثنائية الأجنحة (ارجع لشكل ٢٦ - ٨ ، ٢٦ - ٩) .

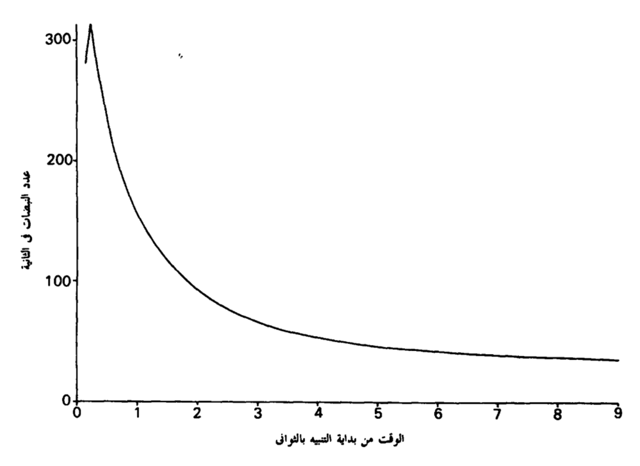
وتوجد على رجل الصرصور ٤ مجموعات على المدود ، تحتوى كل منها على ١٥ - ٢٠ شعرة حسية واحدة عند قاعدة الفخذ ، وأخرى عند قاعدة الساق والأخيرة على كل حلقة من حلقات الرسغ .



(شكل ٢٦ - ١٥) مقطع تخطيطى خلال شعيرة جرسية Companiform S ensillum

ويحدث كل الضغط (التركيز) على هيكل الحشرة ويمكن أن يكون الضغط على السطح فيحدث تغير فى شكل الشعيرة الجرسية ويسبب القضيب السميك عبر القبة dome ، قوة ضغط على امتداد طول الشعيرة الحسية وترفع القبة dome . بينما يخفض الامتداد فى هذا الاتجاه . وينبه القضيب عندما ترتفع القبة وذلك بواسطة قوى ضغط Compression على امتداد طول الشعيرة الحسية . وعلى سبيل المثال يكون أغلب أو كل الشعيرات الجرسية على الرجل موجهة ، وتتنبه عندما تكون الأرجل على الأرض ، وتحمل الرجل وزن الحشرة . وكلما طال محور القبة زادت الحساسية للشعرة الحسية فى مجموعات الشعيرات الحسية الجرسية . ويوجد مدى للأحجام ربما تعطى مدى من الحساسية . (برنجل ١٩٣٨ ب) .

وتقدر استجابة الشعيرات الجرسية بصفات الجليد مثل : مرونته وسمكه والتحدب بقوة العضلات الضاغطة على الجليد Curvature ، وطبيعة القوى التى ترجع للجاذبية أو قوة القصور الذاتى وهى تعمل كأعضاء حس بالملامسة ، وليست كأعضاء حس بالأحتكاك وهى لاتستجيب لتحركات العضلات ، وعلى ذلك فبعض الشعيرات الجرسية تتحكم فى الحركة بالنسبة للجناحين ودبوس الأتزان ، وأخرى تتحكم فى حركة الرجل ، وعلى سبيل المثال فى الصرصور الذى ينشط فيه خافض الرجل العاكس بالتنبيه من الشعيرت الجرسية أو المدور (شكل ٢٦ - ١٦) .



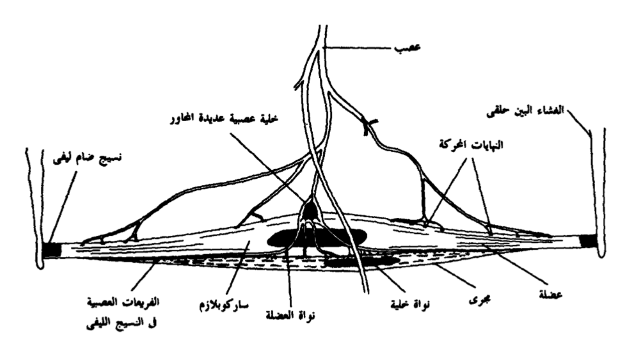
(شكل ٢٦ ــ ١٦) تردد الذبذبات فى الأعصاب لمجموعة من الخلايا الجرسية على الملمس الفكى للصرصور يوضح المستوى العالى تتبعها مدة طويلة التى تبقى خلالها تردد الذبذبات على مستوى منخفض .

٢٦-٣ المستقبلات المتمددة Stretch receptors

تختلف تلك المستقبلات عن غيرها من الخلايا الحسية فى تكوينها من خلية عصبية عديدة المحاور بنهايات عصبية حرة بينما تحوى الأخرى خلايا ثنائية المحور مرتبطة مع الجليد . وهذا النوع من أجسام الخلية تختلف بنوع II ، ونوع I بالترتيب .

وتوجد المستقبلات المتمددة Stretch receptors فى النسيج الضام أو تتصل بالعضلات . وفى الصرصور يوجد زوج منها فى المنطقة الظهرية على كل حلقة من حلقات البطن ٢-٧ منها على أربطة العضلات الطولية . ويحمل جسم الخلية العصبية فى نسيج ضام ليفى يتصل بالغشاء بين الحلقى فى إحدى نهايتيه وسطح الجسم والعضلات الظهرية فى الآخرة . فى حشرة Blaberus (Dictyoptera) لاتغلف نهايات الفروع الشجيرية فى داخل النسيج الضام فى خلايا Schwann ، كما فى بقية الخلية العصبية ، ويكون قطرها نحو ١, ـــ ٠,٢ ميكرون فقط . ويتكون النسيج الضام من مادة مدعمة matrix بها لويفات منغمسة فيها ولكن بدون غشاء يحددها ولذلك فهى على اتصال مباشر مع

الهيموليمف والخلايا الدموية Plasmatocytes وتكون قريبة من السطح ، وتساعد الألياف المرنة في دعم الخلية العصبية وربما قد تمنعها من أن تبتعد .



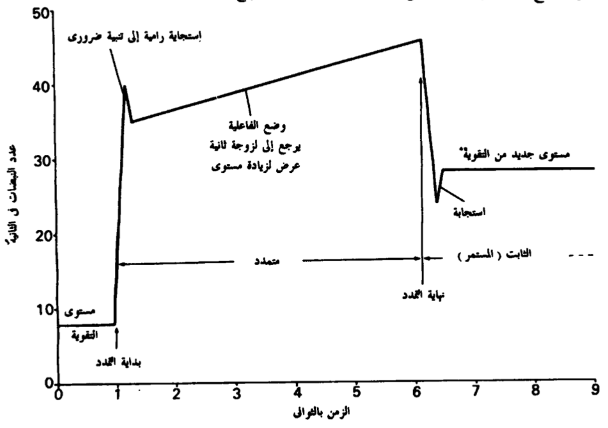
(شكل ٢٦ – ١٧) رسم تخطيطى لـ مستقبل متمدد Stretch receptors فى يرقة Antheraea

وتحمل Acrididae كذلك مستقبلات متمددة stretch receptars فى الجزء الظهرى من البطن ، النهايات الشعيرية تتصل مع ليفة عضلية رقيقة تمتد من النهاية الأمامية لحلقة ما إلى النهاية الأمامية للحلقة التالية مكونة جزءًا من العضلات الظهرية الطولية . وتندمج المستقبلات المتمددة stretch receptors مع العضلات كذلك فى يرقات حرشفية الأجنحة وكذلك العذارى والحشرات الكاملة . وكذلك فى رتب Trichoptera وشبكية الأجنحة ولكن فى الأخيرة يكون الرباط العضلى muscle strand منفصل عن العضلات الأخرى وله وصلاته العصبية المستقلة وهو يحوى أليافا عضلية نمطية ، ولكن الكثافة تكون قليلة sparse فى مركز الليفة التى تحوى كمية كبيرة من السيتوبلازم العضلى sarcoplasm ونواة كبيرة (شكل ٢٦ – ١٧) ومتصل مغ العضله ومنغمد جزئياً فيها أنبوبة من النسيج الضام يُسمَى بالممر الليفى fibre tract الذى يحتوى على ألياف موجودة فى المادة الخلوية matrix وتفرز تلك الألياف من خلايا الممر Tarct cells التى تقع فى النسيج الضام ولها كذلك نواة ضخمة . والخلية العصبية neuron لها فرعان وأربعة فروع شجيرية تمتد على طول الممر الليفى ، تظل حرة فى المركز ولكنها ترتبط بهذ الممرر بنسيج ضام فى النهايات . ومن تلك الفريعات الأصلية تخرج فريعات جانبية تكون موجودة فى القمة وغير منغمسة فى خلايا Schwann ، تمر إلى الخارج وتجد طريقها فى داخل الممر الليفى (أوسبورن وفنالسوف ١٩٦٥) .

وليرقات Antheraea (حرشفية الأجنحة) زوج من المستقبلات المتمددة stertch receptors فى التسع حلقات البطنية الأولى مباشرة فوق العضلات الظهرية الطولية . وفى التحول metamorphosis تختفى العضلات الطولية

الظهرية ليرقات حرشفية الأجنحة،ماعدا الموجود منها فى الحلقات ٨ ، ٩ البطنية،حيث توجد المستقبلات المتمددة تدخل فى التحول ويعاد تمييزها،وكذلك العضلات المتصلة بها (فنليسون ومواث ١٩٦٣).وتعتبر تلك الشعيرات الحسية كأعضاء حس بالملامسة وتنبيه بالاحتكاك . وعند الغياب الكامل للتوتر tention لاتوجد محصلة Output ، ولكن تحت ظروف التوتر العادى تؤثر بمعدل ٥ - ١٠ نبضة / ثانية يستمر لعدة ساعات،وبالاحتكاك يستمر تردد النبضات ويتناسب التزود المعدل adopted frequency مع طول المستقبل . وللعضلة على ذلك tonic response وظيفتها فى التقوية،ويزيد تردد النبض بسرعة velo city الرباط وعلاوة على ذلك.تحدث مجموعة من الأصوات عند أى تنبيه للاحتكاك ، وعند البداية أو عند الاحتكاك . عندما يكتمل الالتصاق أو الاحتكاك،فإن تردد النبض ينخفض إلى مستوى جديد (شكل ٢٦ - ١٨) .

والتردد الذى يستجيب له المستقبل بالتنبه الدورى ربما يتحدد بكثافة viscosity مادة النسيج الضام التى تنتهى فيها الفريعات ، ولكن العضلات التى تتحد مع مستقبل متمدد stretch لحرشفية الأجنحة ربما يتجاوز offset هذا التأثير لحد ما،ويأخذ وضع الاستشعار stack عندما ينطلق المستقبل فجأة . وتحدث الراحة (التراخى) انخفاضاً مفاجئاً فى الـ كفاءة output المستقبل،وهذا يؤدى إلى زيادة قليلة فى تردد النبضات للعضلة ، وعلى ذلك فهى تنقبض وعلى العكس عند ينبه المستقبل المتمدد،فإن التنبيه المقوى tonic stimalation للعضلة يثبط،وبالتالى ترتخى . هذه ربما يكون لها تأثير فى منع التنبيه الزائد للمستقبل خلال التمدد stretching السريع (ويفرز ١٩٦٦) .



(شكل ٢٦ - ١٨) تردد الذبذبات فى العصب من المستقبل المتمدد stretch receptor فى يرقة Antheraea قبل ، خلال وبعد فترة من التمدد الثابت .

٢٦-٤ حويصلات التوازن Statocysts

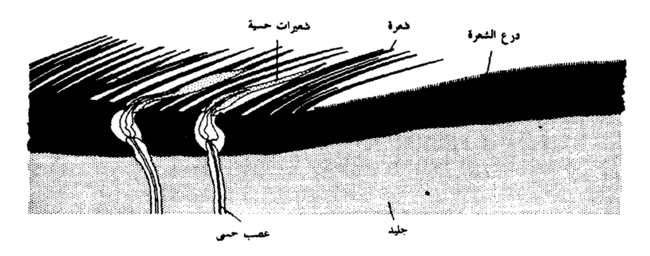
توجد حويصلات التوازن المكتملة النمو عادة فى الحشرات ، ولكن فى *Dorymyrmex* (غشائية الأجنحة) ، يوجد حويصلات التوازن على الصدر الخلفى مباشرة خلف الحرقفة Coxa . وتتكون من انغماد فى الجليد يحدد بواسطة شعيرات حسية Tactile hairs . ويوجد فى التجويف واحد أو أثنان من الحبيبات الرملية Sand grains التى تدعم بواسطة زائدتين جليدتين . على الرغم من أنها لاتقدر على الحركة الكثيرة،ولكنها حرة فى الحركة ، وإذا غيرت الحشرة اتجاهها كنتيجة لتغيير الاتجاه،فإنها تضغط على بعض الشعيرات . وتنبه الشعيرات المختلفه بتغيير الاتجاه ، وعلى ذلك تعمل الأعضاء كمستقبلات للجاذبية الأرضية gravity receptors ، وتوجد أعضاء أخرى مثلها فى رأس (Isoptera) Anoplotermes ، وغيرها،ولكن يحل حصوات توازن Statolith جليدى محل الحبيبات الرملية على الاسترنة الأولى فى حشرة *Dorymyrmex* (ماركوس ١٩٥٦) .

ويوجد عضو يسمى عضو بالمن Palmen's organ الذى ربما يعمل كحويصلة توازن Stato cyst فى رأس اليرقة والحشرة الكاملة من Ephemeroptera . وهذه تتركب من ندبة nodule جليدية توجد عند اتصال أربعة قضبان هوائية تقع فى المنطقة الوسطية الظهرية خلف العيون . ولايوجد إمداد عصب خاص لهذا العضو ، ولكن يختل سلوك الحشرات التى تحمله إذا ما أزيل .

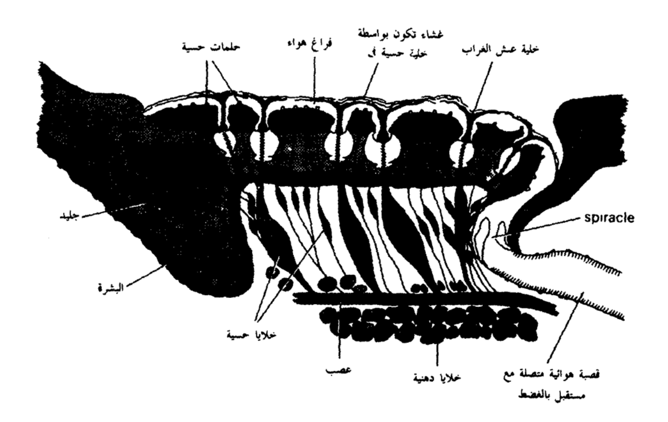
٢٦-٥ مستقبــلات بالضغــط Pressure receptors

أغلب الحشرات المائية تكون عائمة buoyant بسبب الهواء الذى تحمله أسفل الماء عندما تغوص Submerge ، ولكن *Aphelocheirus* (رتبة مختلفة الأجنحة) التى تعيش فى قاع المجارى المائية وتتنفس عن طريق الدرع المائى ولا تكون عائمة . وعلى الرغم من أن الدرع plastron يمكنها أن تحدث ضغطاً ، فهى تعمل بكفاءة فى الماء ذى الأكسجين العالى مثلاً كما فى المجارى المائية الضحلة . توجد ميكانيكية معينة تميز العمق التى تعتبر ميزة من مميزات *Aphelocheirus* . على الرغم من أنها غير ضرورية فى غالبية الحشرات العائمه .

وعلى السطح البطنى للحلقة البطنية الثانية لحشرة *Aphelocheirus* يوجد انخفاض ضحل يحتوى على شعيرات غير قابلة للبلل hydrofuge تكون أطول من شعيرات الدرع inclined plastron،وتكون منحنية بزاوية حوالى ٣٠° من سطح الجليد وتنتشر عليها شعيرات حسية رقيقة الجدار (شكل ٢٦ - ١٩) وحجم الهواء الذى يحتجزه هذه الشعيرات يعتمد على التوازن بين ضغط الهواء فى الداخل وضغط الماء الخارج . وإذا ما تحركت الحشرة فى ماء عميق فإن الزيادة فى ضغط الماء تقلل حجم الهواء وبالتالى فإن الشعيرات يحدث لها التواء ، حاملة معها الشعيرات الحسية التى تكون قد نبهت . وتستجيب الحشرة لتلك الزيادة فى الضغط بالعوم لأعلى ، ولكن لاتكون هناك استجابة للانخفاض فى الغضط .



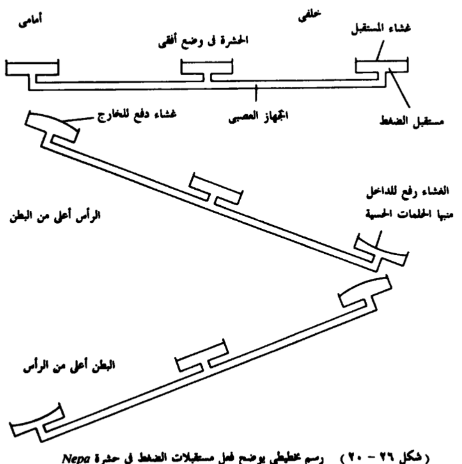
(شكل ٢٦ ١٩)   مقطع خلال حافة عضو حسى بالضغط فى حشرة *Aphelo cheirus*



(شكل ٢٦ - ١٩)   مقطع فى جهاز حسى بالضغط فى حشرة *Nepa*

والتغير التوترى الغازى gas tension فى الماء بتأثير تبادل الغازات ، ربما قد يؤثر كذلك على الضغط فى الجهاز العصبى ، وعلى ذلك قد تؤثر على حجم الهواء المحجوز بواسطة الشعيرات غير المبتلة hydro fuge . ومع ذلك فانه من الممكن،مثل تلك التغيرات الصغيرة قد تتسع damped out بالتمدد،أو الاتساع،أو الانقباض للكيس الهوائى الموجود على القصبة الهوائية قريباً من الثغر التنفسى مؤدياً إلى انخفاض فى فاعلية المستقبلات depression housing the receptor (ثورب وكرنب ١٩٤٧ ب) .

وتوجد مستقبلات الضغط كذلك فى *Nepa* (مختلفة الأجنحة) التى يوجد بها زوج على أسترنة كل حلقة بطنية (٣-٥) وتوجد نهايات الأعصاب فى الصفائح وحلمات الحس Sensory papillae على الجدار الداخلى للفراغ الهوائى ، وتنبه بواسطة الصفائح الضاغطة عليها . وبفتح ثغر تنفسى فى الفراغ ، وعلى ذلك فالفراغات فى الثلاثة أعضاء على جانب واحد تتصل من خلال الجهاز القصبى . ولاتعطى المستقبلات استجابة عامة فى كل زيادة فى الضغط،ولكن يحدث تنبيه مختلف للأعضاء فى جانب واحد محدثة استجابة . وإذا ما انثنت الرأس لأعلى فإن الهواء فى جهاز مستقبل الضغط يميل للارتفاع فى اتجاه الرأس . وكنتيجة لذلك فإن الصفيحة أو الصفائح الأمامية التى تأخذ شكل عيش الغراب تميل للدفع للخارج،بينما الموجود منها على العضو الخلفى تنطبق Collaps أمام الحلمات ، وبذلك يحدث تنبيه للعضو (شكل ٢٦ - ٢٠) . والعكس صحيح إذا انخفضت الرأس لأسفل،وبهذه الطريقة فإن الحشرة تحصل على مؤشرات لاتجاهها .



(شكل ٢٦ - ٢٠) رسم تخطيطى يوضح عمل مستقبلات الضغط فى حشرة *Nepa*

الفصــل السابـع والعشـرون

الإستقبال الكيماوى

CHEMORECEPTION

يمكن حدوث التنبيه بالكيماويات بطرق كثيرة أولاً : إذا وجدت الكيماويات فى الصورة الغازية وبتركيز منخفض نسبياً، فربما تستقبل كروائح وميكانيكية الاستقبال تسمى بالشم Olfaction . ثانياً قد يحدث الاستقبال نتيجة لملامسة مباشرة إذا ما وجد فى صورة سائلة أو فى محلول ذى تركيز مرتفع نسبياً، وهى تسمى مستقبلات كيماوية بالملامسة Contact chemoreception وليست منفصلة تماماً عن الشم . وأخيراً ، الحشرات التى لها أعضاء حس كيماوية يمكنها تمييز التركيزات العالية من المواد المهيجة (النفاذة) مثل الأمونيا .

والشعيرات الحسية المختصة بالحس الكيماوى منتشرة ، وتوجد أساساً على قرون الإستشعار وأجزاء الفم والأرجل ، وهى عموماً مميزة بنهايات عصبية دقيقة ومُعرَّضة من خلال فجوات فى الجليد والمستقبلات الشمية Olfactory receptors غالباً يكون بها العديد من الخلايا الحسية التى يستجيب كل منها لمدى من المواد، والتى فى بعض الأحيان تكون متخصصة فى تمييز الكيماويات ذات الأهمية الخاصة للحشرات وللمستقبلات الكيماوية بالملامسة عدد قليل من الخلايا الحسية تستجيب كل منها لمجموعة معينة من الكيماويات، وتمييز الكيماويات هام فى حالات كثيرة من حياة الحشرات فمثلاً قد تنبه الرائحة الحشرات بوجود الغذاء أو التزاوج، بينما يكون الاستقبال الكيماوى بالملامسة مهماً فى التمييز النهائى للغذاء ومكان وضع البيض Oviposition site أو التزاوج . ارجع إلى الموضوعات الخاصة بالاستعمال الحسى الكيماوى إلى يوك (١٩٦٥) ، دتنير (٥٣ ، ٦٢ ، ١٩٦٣) ، وسلفدر (١٩٧٠)

٢٧-١ الشم Olfaction

٢٧-١-١ المستقبلات

من غير المؤكد دائما تمييز المستقبلات الشمية ، لأنها غالباً ما يكون تنبيهها مبنياً على نتائج تجارب إزالة أو فصل الأعضاء . ومن المألوف أن تكون المستقبلات الشمية عبارة عن وتد مخروطية القاعدة basiconic pegs رقيقة الجدار أو وتد مخروطى التجويف Coeloconic Pegs والوتد المخروطى القاعدة الرقيق الجدار موجود على قرن استشعار

Melanoplus وطوله ١٠-٢٠ ميكروناً وعلى القاعدة توجد بقع منفذة سوداء من جانب واحد . ومن تلك البقع تمتد القضبان الحسية للداخل ، تنتهى أعلى أجسام الخلايا العصبية (شكل ٢٧-١) ، ويختلف عدد الخلايا العصبية من عدد قليل،وقد يصل إلى ٥٠ خلية فى الوتد.وحجم الوتد Peg يكون مختلفاً أيضا،وتمتد فريعات تلك الخلايا فى القضبان الحسية ، وتوجد عند نقطة الدخول فى القضيب حلقة قصيرة تشبه السوط فى التركيب مزودة بتسعة أزواج من الليفات المحيطة Peripheral fibrils . وهذه لا تمتد بعيداً فى الفريعات ، ولكن تستبدل بأسواط عصبية عديدة numerous neurofilaments . وعلى قمة القضيب الحسى تمتد الفريعات dendrites للخارج فى تجويف الوتد خلال عدد من الثقوب الصغيرة،ثم تتفرع إلى فريعات أصغر،وتمر أسفل سطح الوتد مباشرة ويوجد من تلك الفريعات خصل tufts تشبه الأصابع الخيطية تمثل خملات دقيقة microvilli تمتد للخارج،حتى تنتهى فى ثقوب صغيرة (ضيقة) حوالى ٠,١ ميكرون فى القطر توجد فى جليد الوتد،وعلى ذلك فأطراف الخيوط تكون معرضة للجو ويعتقد لوكى (١٩٦٥) أن هذه الخيوط ليست نهاية عصبية،ولكنها بلورات دهون/ ماء Lipid water ومثل هذا الترتيب يسهل اصطياد جزيئات الزيت الذائبة (ارجع كذلك لأرنست ١٩٦٩) والفجوة أو الحويصلة التى



(شكل ٢٧-١) رسم تخطيطى لونه مخروطى القاعدة رقيق الجدار Thin-walled basiconic Peg فى قرن استشعار النطاط (عن سلفر ١٩٥٩)

تشغل تجويف الوتد والخلايا المكونة للشعيرة الحسية Sensillum تحاط بألياف على السطح الخارجى لخلية الشعيرة Tormogen التى تحيط بالخلايا الأخرى (سلفر ١٩٦١ ، سلفر وسيكون ١٩٦٤) .

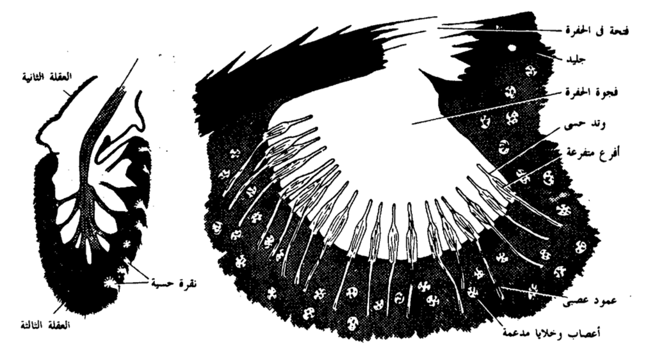
توجد شعيرات حسية مماثلة فى قرن استشعار الحشرات فى كل الرتب الكبيرة . مع بعض الاختلافات فمثلاً فى Lygaeus (مختلفة الأجنحة) التى فيها المناطق شبيهة الخيط للفريعات تكون أكثف ، وتصل تقريبا إلى قمة أو طرف القضيب الحسى ، بينما يوجد على قاعدة الخيط أجسام قاعدية basal bodies ، ويمتد الجذير rootlets لمسافة قصيرة فى الفريعات .

وتوجد أوتاد مخروطية التجويف Coeloconic Pegs فى قرون استشعار النطاطات والفكوك الأمامية للنحل . وفى النطاطات تكون الأوتاد قصيرة حوالى ٨ ميكرون فى الطول،وهى امتداد للأوتاد السمكية Thick-walled الجدار ذات القاعدة المخروطية basiconic ، ولكن توجد فى تجويف تحت المستوى العام لسطح الجليد وقطر هذا التجويف حوالى ٢٠ ميكرونا ويكون مفتوحا إلى الخارج (شكل ٢٧-٢) وكل شعيرة حسية تحتوى ثلاث أو أربع خلايا عصبية وتوجد نهايات الفريعات فى قمة الوتد .



(شكل ٢٧-٢) رسم تخطيطى لشعرة مخروطية التجويف فى قرن استشعار النطاط (سلفر وآخرين ١٩٥٩) .

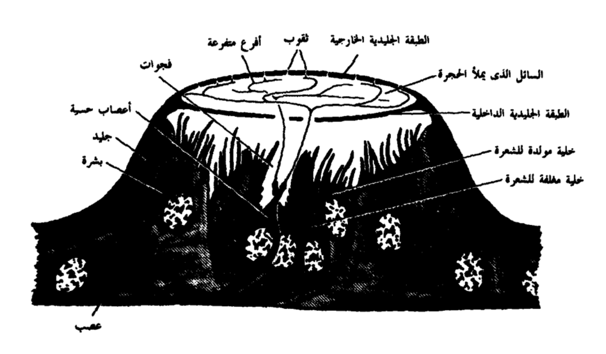
وتوجد أعضاء يمكن مقارنتها بالشعيرات الحسية ، ألا وهى النقر الشمية ، ولكن كل نقرة تحتوى على شعيرات حسية كثيرة ، وتوجد على عقلة قرن الاستشعار الثالثة فى ذباب Cyclorrhapha ، وعلى الملمس الشفوى فى حشرات حرشفية الأجنحة وشبكية الأجنحة . وفى ذبابة اللحم Sarcophaga توجد حوالى ٥٠ من تلك النقر الشمية على كل قرن استشعار للذكر ، ولكن يوجد منها أكثر من ٢٥٠ على كل من قرنى الاستشعار فى الأنثى . وفى الذبابة الزرقاء Phormia يوجد فيها ٩-١١ على قرن استشعار الذكر ، ١١-١٦ على قرن استشعار الأنثى . ويحرس مدخل كل نقرة أشواك تمنع دخول الأتربة ، وتحتوى النقر الأكبر فى ذبابة اللحم على ٢٠٠-٣٠٠ شعرة حساسة . توجد نقر شمعية على السطح الظهرى الجانبى لقرن الاستشعار تحوى أنماطاً أخرى من الشعيرات الحسية (سلفر وسيكون ١٩٦٤) .



(شكل ٢٧-٣) أ رسم تخطيطى لمقطع طولى لقرن الاستشعار فى ذبابة اللحم يوضح مواقع النقر الحسية
ب - تفاصيل أكثر لنقرة حسية واحدة .

ويوجد نمط آخر من الشعيرات الحسية لها وظيفة شمية هو العضو الصفائحى Plate organ (شكل ٢٧-٤) وتوجد أعضاء من هذا النوع على العقلتين القاعدتين لقرن الاستشعار فى المن وتتكون من مناطق بيضاوية للجليد الشفاف محدد القطر، حيث يكون فى حشرة Megoura من ٦٠-٢٥٠ ميكروناً . جليد الصفيحة أو السطح يكون رقيقا، سمكه حوالى ٠,٣٥ ميكرونا بعد ٢ ميكرون يوجد أسفله طبقة ثالثة من الجليد المثقوب، وبالتالى يوجد سائل يملأ الفراغ بين الطبقتين ، ويوجد بالفجوات التى تكونها خلية الشعرة عدد قليل من الخلايا الحسية تتحد مع كل شعرة حسية ، كما يوجد بكل فرع من الفريعات خلية شبه هدبية الفريعات تمتد فى اتجاه الجليد السطحى من خلال

ثقب يوجد فى الطبقة الداخلية ويتكرر تفرع الغرفة المملوءة بالسائل وتكون الفروع الدقيقة ملاصقة من أسفل لخصل الشعر Surfacetufts . حيث تمر الخيوط من خلال ثقوب فى الطبقة الخارجية من الجليد وتبدو هذه الثقوب مفتوحة فى الفرد المنسلخ حديثاً ، ولكن ليس من المؤكد وجودها فى الحشرات المسنة (سلفر وآخرون ١٩٦٤) ويوجد العضو الصفائحى Plate organ على قرن استشعار النحل ولكن ليس من المؤكد هنا وجود ثقوب فى الجليد والفريعات لا تصل إلى السطح . (ارجع إلى شنيدر واستين برخت ١٩٦٨)



(شكل ٢٧-٤) رسم تخطيطى لعضو صفائحى Plate organ فى قرن استشعار المن (سلفر وآخرون ١٩٦٤)

٢٧-١-٢ طريقة عمل المستقبلات الشمية :

أغلب الشعيرات الحسية لها عدد من الخلايا الحسية ، وعلى الأقل فى بعض الحالات كل خلية تستجيب بطريقة معينة إلى الروائح المنتشرة ، وتحدث بعض الروائح استجابة معينة فى خلية ما بينما الخلايا الأخرى لا تستجيب لهذه الرائحة . وتتأثر أو تستجيب الخلايا المختلفة بعدد معين من الروائح وقد تتداخل مع بعضها . وتتأثر خلايا أخرى بروائح معينة تكون مؤثرة بالنسبة للنوع الحشرى ولذلك فخلايا معينة فى الشعيرات الحسية لذكر Antheraea تتنبه بفرمون الأنثى Female pheromone ، ولكن تستجيب لنفس الفرمون الأنواع الحشرية القريبة من Antheraea مثل Bombyx ، ولا توجد أى خلية فى مستقبلات الأنثى تعطى هذه الاستجابة (بوك وآخرون ١٩٦٥) . وتقاس إستجابة قرن الاستشعار ككل عموماً بواسطة جهاز المختبر الكهربائى لقرن الاستشعار electroantogram الذى من المحتمل أن يمثل مجموع الجهد المتولد generator potentials للخلايا الحسية . ويعرف هذا بالجهد المحتمل Sustined potential الذى قد يكون غير مستقطب depolarising أو أنه ثبط فرط الاستقطاب hyperpolarising الذى يحدث .

وفى ذكر دودة الحرير Bombyx ينتج جهداً محتملاً غير مستقطب Sustained depolarising Potential بتنبيه أو تنشيطه برائحة الأنثى ، وكذلك يحدث استجابة مماثلة بالنسبة للروائح فى الفراشات العملاقة Satarniid ، ويزيد التوتر الذى يتزايد بالاستجابة إلى التنبيه الخاص يزيد من مدى المختبر الكهربائى لقرن الاستشعار كلما زاد تركيز رائحة الأنثى وهذا قد يؤدى إلى تغيير فى السلوك الذى يرتبط بهذه الزيادة التنبيه بمواد أخرى مثل الزيلين يظهر فى المختبر الكهربائى لقرن الاستشعار فى صورة أخرى ، ولكى تحدث استجابة لعدد معين من الجزئيات من الرائحة المنبهة، فإنها يجب أن تصل إلى المستقبل الحسى وهذا يسهل حدوثه بواسطة كثير من الشعيرات الحسية . وبوجود عدد من الخلايا الحسية فى كل شعرة يحدث تضاعف لعدد النهايات العصبية فى جدار الوتد الحسى Sensory Peg ويفهم مع ذلك أن الحد الحرج للروائح يكون أقل عندما يكون عدد الشعيرات الحسية كبير . وكذلك ربما يدخل فى ذلك الاختلاف فى عدد الشعيرات تبعاً لأنواع الأعضاء الحسية فى الحشرة، ففى ذبابة الـ Phormia مثلاً يكون قرون الاستشعار أكثر حساسية للروائح أكثر من الملامس الشفوية وتلك تكون أكثر حساسية من الشفية .

٢٧-١-٣ الاستجابة السلوكية للروائح

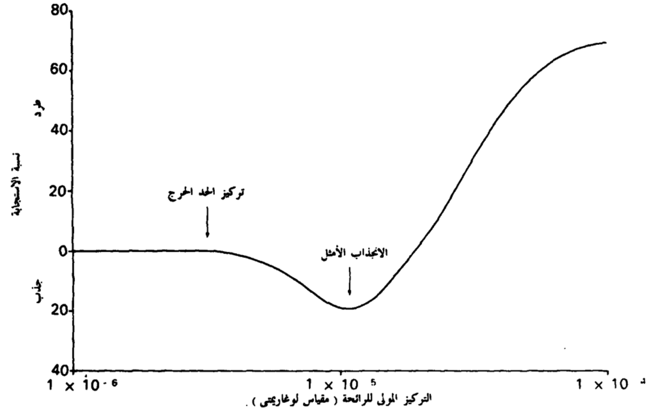
للتنبيه بواسطة الروائح أثره فى إحداث النشاط، فبعض المواد تجذب الحشرات والبعض يطردها ، والبعض يتحاشى التنبيه ، بينما فى بعض الحالات تختلف الاستجابة بتركيز الرائحة . ويتوقف تأثير الرائحة المنشطة إذا ما كانت جاذبة أو طاردة على الحالة الجنسية التى تكون عليها الحشرة، وعلى ذلك الحشرات الرمية تتفاعل موجباً لرائحة الأمونيا التى ترتبط برائحة اللحم الفاسد decaying meet ، وإناث الذباب الأزرق التى تضع بيضها على اللحم تنجذب إليه أكثر من الذكور. ومن جهة أخرى تكون رائحة الأمونيا بجميع تركيزاتها طاردة للكثير من الحشرات وكذلك تتحكم الناحية الوراثية فى عملية جذب الذكور إلى الإناث . وقد تحدث بعض التحورات فى الاستجابة الوراثية كنتيجة للظروف البيئية. مثلاً *Nemeritis* (من غشائية الأجنحة) الذى عادة ما يكون متطفلاً على حشرة *Ephestia* ، تضع أنثاه البيض فى يرقات العائل الذى ينجذب إليه بالرائحة .

الحشرات الكاملة من *Nemeritis* التى ربيت على حشرة *Ephestia* لا تستجيب لرائحة يرقات *Meliphora* (حرشفية الأجنحة) ، ولكن إذا ما عرضت لرائحة *Meliphora* لمدة يوم أو أكثر قبل التجربة فإن الطفيل ينجذب لهذه الرائحة ، ولكن هذا الإنجذاب لا يكون ذا قيمة بجانب انجذابها لك Ephestia التى تظل دائمة .

وللظروف السائدة أثناء الطور الرقى بعض الأهمية ، حتى يمكن جعل الـ *Nemeritis* تضع البيض فى حشرة *Heliphora* وينمو الطفيل نمواً عادياً . الحشرات الكاملة الخارجة تنجذب لرائحة *Meliphora*، على الرغم من أن الـ *Ephestia* هى المفضلة لديها حتى إذا استمرت تربية الطفيل على العائل غير التقليدى لمدة ٨ أجيال لا يحدث تغير فى استجابة وتفصيل الطفيل للعائل الأصلى .

وهناك بعض التأثير الذاتى الذى يجعل الحشرات تستجيب للحالة الفسيولوجية ، فمثلاً تنجذب يرقات الذباب الأزرق لرائحة الأمونيا خلال فترة التغذية ، ولكن عندما تنتهى التغذية فى العمر الرقى الثالث (فى الوقت الذى تترك فيه اليرقات الطعام لكى تتعذر) فإن الاستجابة للأمونيا تصبح عكسية .

كذلك تؤثر حالة التغذية على استجابة حوريات الجراد لرائحة الطعام ، فاليرقات التى اكتملت تغذيتها لا تستجيب لرائحة الطعام ، ولكن بعد تجويعها لعدة ساعات، فإنها تقوم بتحركات فى اتجاه مصدر رائحة الطعام . (هيسل ، باسكين ومورهوس ١٩٦٢) . وعلاوة على ما سبق، فإن الاستجابة تختلف حسب تركيز رائحة المنبه ؛ عموماً، فإن قوة الاستجابة سواء بالانجذاب أو الطرد تزيد مع التركيز ، ولكن بعض المواد تكون جاذبة بتركيزها المنخفض ، ولكن تتوقف الاستجابة عندما يكون التركيز مرتفعاً (شكل ٢٧-٥) . من التغيرات السلوكية التى قد تحدث من زيادة التركيز فى الرائحة . على سبيل المثال فإن إناث Bombyx تستأنف استجابة التوجيه من الذكر بالتركيزات المنخفضة ، ولكن بالتركيزات العالية تجعل الذكر يستجيب للتزاوج .



(شكل ٢٧-٥) التغير فى الاستجابة فى الذبابة المنزلية Musca (ثنائية الأجنحة) لتركيزات مختلفة من الرائحة لمركب iso-valeraldehyde التركيزات تنخفض لليسار من الشكل (دثير ١٩٦٣)

ترتبط حساسية الحشرات للروائح المختلفة بالصفات الطبيعية للرائحة، وبالتالى لتركيبها الكيماوى . وعلى ذلك مع سلسلة متشاكلة (متناظرة) من الكيماويات العضوية تنبه الفراشات والذباب بزيادة التركيز كلما زاد طول السلسلة للكيماويات (شكل ٢٧-٦) ، وكذلك الزيادة فى طول الجانب الحامضى للجزىء، مثل الإستر يكون أكثر فعالية من الزيادة فى الجانب الكحولى . يرتبط طول السلسلة بنقطة الغليان boiling point، وكذلك الذوبان فى الماء . ويمكن للحشرات أن تفرق بين الروائح حيث إنها تكون متخصصة بالنسبة للفرمونات . والحقيقة أن أنثى *Xenopsylla* (SiphonaPtera خافية الأجنحة) تنجذب لرائحة الفئران البيضاء وليس لرائحة أى قوارض أخرى (شولوف ولوز ١٩٦٤) .

يستطيع (الذى درس بالتفصيل) تمييز الزيوت الأساسية المشتقة من البرتقال من ٢٣ رائحة أخرى تضم ٣ زيوت أخرى أشتقت من ثمار الموالح وقد يتداخل الأمر معها بالنسبة لزيوت الموالح لحد ما . ويمكنها كذلك تمييز أى تغير فى الروائح . وعلى ذلك فالنحل المدرب على رائحة ١٪ بنزول اسيتيت يمكن فصل هذا من مخلوط يحوى ١١٩ جزءاً من ١٪ بنزول اسيتيت إلى ١ جزء لينالول Linalol (ربانوس ١٩٥٥) .

٢٧-١-٤ فاعلية تمييز الرائحة

للتنبيه الشمى أهمية بالنسبة لكثير من الحشرات فى العثور على الطعام . فالأنواع الرمية Carrion التغذية مثل *Necrophorus* (غمدية الأجنحة) تنجذب لرائحة الأمونيا ، و *Leptinotarsa* (غمدية الأجنحة) تستجيب استجابة موجبة لرائحة الأسيتالدهيد من البطاطس . تستجيب *Philanthus* للحشرات التى لها رائحة النحل . بالنسبة للنحل تساعد رائحة الزهور على أجسام الشغالات العائدة الشغالات الأخرى فى معرفة مكان الطعام وهذا يسهل عادة تمييز الأزهار التى تمت زيارتها برائحة المستعمرة .

وتنجذب إناث الحشرات عادة لمكان وضع البيض المناسب بالرائحة فالإناث الملقحة من *Lucilia Seriata* (ثنائية الأجنحة) تنجذب لرائحة الصوف . وهذه الحشرة عادة ما تضع بيضها على صوف الأغنام الحية،ولكن الحشرات القريبة منها مثل *Calliphora vomitoria, L.illastris, L. Caesar* لا تهاجم الأغنام فى أنجلترا ولا تنجذب للصوف (كراج وكولى ١٩٥٦) ويمكن للطفيل *Physsa* (من غشائية الأجنحة) تمييز يرقات العائل Sirex (غشائية الأجنحة) على بعد عدة بوصات فى الخشب كنتيجة للتنبيه بالشم . الروائح فى صور الفرمونات لها أهمية كبيرة فى كثير من الحشرات فى تسهيل التقاء الجنسين . فى بعض الحالات تكون مهمة فى المراحل الأخيرة من المداعبة الجنسية Courtship . فى الحشرات الاجتماعية رائحة المستعمرة تكون مهمة فى التعارف بين أفراد المستعمرة،وتمييز أى فرد دخيل عليها .

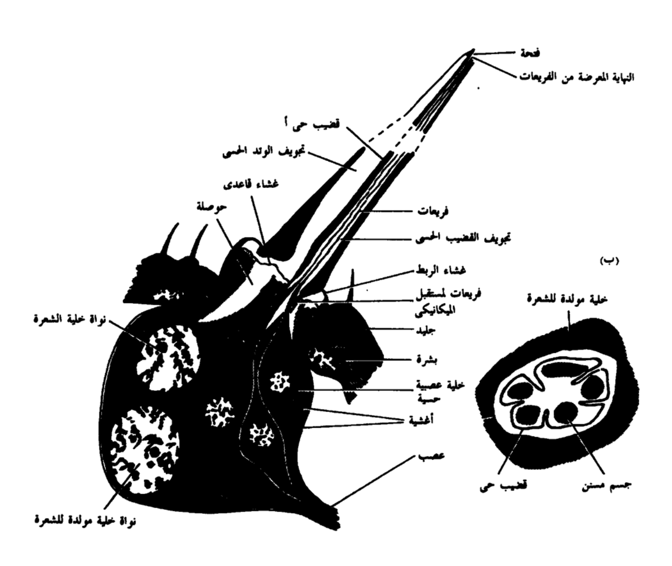
٢٧-٢ استقبال الكيماويات باللمس Contact chemoreception

٢٧-٢-١ المستقبلات

أكثر أعضاء استقبال الكيماويات باللمس التى درست تفصيلياً هى الشعيرات الحسية فى trichoid على أرجل وأجزاء فم ذبابة الفورميا Phomia . وهى عبارة عن ٣٠-٣٠٠ ميكرون فى الطول . ومن القمة ينغمد القضيب الحسى ، ويتصل مع جدار الشعرة وعلى ذلك فتجويف الشعرة ينقسم إلى اثنتين (شكل ٢٧-٦) .

يمتد القضيب الحسى لأسفل حتى مستوى الـ Perikarya الذى ينغمد جداره ، وعلى ذلك فالفريعات تنفصل عن بعضها البعض (شكل ٢٧-٦ب) . يتصل بكل شعرة حسية من ٤-٦ خلية عصبية ، ولكن الفريعات لأحد هذه الخلايا العصبية التى تنتهى عند قاعدة الشعرة ، تعمل كعضو حسى ميكانيكى mechanoreceptor،وبذلك يصبح مكوناً من ٣-٥ فريعات تمتد خلال تجويف القضيب الحسى حتى قمة الشعرة ، بينما فى الذباب الواخز Stomoxys (ثنائية الأجنحة) تكون معرضة للجو الخارجى ، حتى نقطة الدخول فى القضيب الحسى ، فإن الفريعات تغلف

بغشاء ، ولكن هذا يكون غائباً فى القضيب الحسى ، هذا الغشاء يكون حاجزا عبر قاعدة الشعرة ، ربما قد يساعد على نقل الحركة فى الشعرة إلى الفريعات الخاصة بالحس الميكانيكى . الخلية المولدة للشعرة Trichogen Cell تعتبر أكبر جزء فى مكونات الشعرة الحسية،حيث تحتوى على حوصلة كبيرة وغلاف خارجها يغلف كل الخلايا بما فيها خلية الشعرة المغلفة tormogengen التى تغلف فقط الخلية المولدة للشعرة من الطرف البعيد . (دتيير ١٩٦٣ ، لارسون ١٩٦٢) وتوجد الشعيرات الحسية من هذا النوع توجد على الرسغ وأجزاء الفم لكثير من الحشرات ، وعلى آلة وضع البيض لمثل تلك الحشرات مثل الهاموش وصراصير الغيط .



(شكل ٢٧-٦) أ - رسم تخطيطى للشعرة الحسية المستقبلة للكيماويات فى ذبابة Phormia

ب - مقطع عرضى خلال القضيب الحسى للشعرة تقريباً قريب من قاعدة الشعرة يوضح انغماد القضبان الحسية بين الفريعات .

٢٧-٢-٢ عمل مستقبلات الكيمائيات بالملامسة

الشعيرات الحسية بالتلامس مع المواد الكيماوية ، ولكى تتنبه الشعرة الحسية،فإن تلك المادة المعينة يجب أن تحدث عدم استقطاب لغشاء الفريعات الحسية ، ليس من المعروف كيف يحدث ذلك ، ولكن من المقترح أنه فى حالة السكريات فإن جزىء السكر يتحد مع مستقبل خاص الذى يملك القدرة على تمييز السكر بالقوى الضعيفة مثل Van der Wall'S . هذا العقد يحدث عدم استقطاب للغشاء،ويزال السكر بتغير فى تركيز المادة الفعالة . والحقيقة أن الفترة بين وقت إحداث التنبيه وظهور أى نبض عصب يختلف من مستقبلات السكر إلى مستقبلات الملح . وهذا يؤدى إلى إفتراض أن ميكانيكية التأثير بالسكر تختلف عنها بالنسبة للملح .

وجهد المستقبل الناتج receptor potential بالتنبيه قد يخدم كمولد للجهد يعطى زيادة فى جهود Spike قريباً من Perikaryon . تتم النبضات الناتجة فى كلا الاتجاهين ، ولكن تمر لمسافة قصيرة على الفريعات ، عدد النبضات العصبية الناتجة يتناسب مع تركيز مادة المنبه،ولكن المستقبل يتأقلم بسرعة ويصل رد الفعل المناسب للمنبه إلى الجهاز الغصبى المركزى خلال الثانيتين الأول من وقت التنبيه . الدراسات الكهروفسيولوجية Electrophysiology أظهرت أن كل ليفة عصبية تصل طرف (قمة) الشعرة الحسية تتفاعل مع مجموعة معينة من المركبات . وتستجيب حشرة *Phormia* للتنبيه بالسكر ، وغيرها تستجيب للأملاح وثالثة للماء، بينما وظيفة الليفة الرابعة إذا وجدت،فهى غير معروفة .

لا تستجيب جميع الشعرات بنفس الطريقة ، فبعضها يعطى استجابة أقوى أو أشد من الآخرين للتنبيه بمادة معينة .

فى يرقة دودة الحرير Bombyx تستجيب واحدة من تلك الخلايا الحسية فى الشعيرات الحسية فى الفك السفلى maxillary Sensilla للمواد المُرَّة الطعم بينما الأخرى تستجيب للسكريات والماء والأملاح والأحماض .

الفصـــل الثامــن والعشـرون

تأثير الحرارة والرطوبة على الحشرات
TEMPERATURE AND HUMIDITY

يكون الماء جزءً كبيراً من أنسجة الحشرات.وتعتمد حياة الحشرات على مقدرتها للمحافظة على التوازن المائى فى الجسم . كما تعمل الانزيمات داخل الحشرة بكفاءة فى مدى ضيق ومحدد من الحرارة،ولذا فإن الرطوبة البيئية ودرجة الحرارة لها أهمية عظمى فى حياة كل الحشرات . والمعلومات المعروفة عن المستقبلات لهذه العوامل البيئية قليلة نسبيا ، ولكن حيث إن الحشرات من الحيوانات ذات الدم البارد،فإن درجة حرارتها تتوقف على درجة الحرارة البيئة الموجودة بها ويتأثر الجهاز العصبى مباشرة بالتغيرات التى تحدث فى جسم الحشرات.وعموما فإن درجة حرارة الجسم هى أهم فى تأثرها من حرارة الوسط فى التحكم فى سلوك الحشرة،لأنها تؤثر تأثيراً مباشراً على الجهاز العصبى ونشاط الإنزيمات وتمثل حرارة الجسم محصلة التوازن بين الحرارة المكتسبة من النشاط التمثيلى (الأيضى) وكذا المتحصل من البيئة المحيطة والحرارة المفقودة بواسطة التبخر والاستهلاك نتيجة للنشاط الحركى . والتحكم الفسيولوجى فى درجة حرارة الجسم بسيط ، ولكن التأقلم السلوكى يجعل درجة الحرارة بقدر الإمكان فى المدى المناسب للنشاط الأيضى ، وكذلك الاستجابة للرطوبة .

وتنمو وتتطور الحشرات داخل مدى حرارى محدد يميز النوع وخارج هذا المدى تتعرض الحشرات للموت ولايوجد مدى محدد من الرطوبة ومعظم الحشرات يمكنها النمو والتطور على أى درجة رطوبة،حيث إنها يمكنها التحكم فى كمية الماء فى جسمها يمكن لقليل من الحشرات تحمل الجفاف التام لبعض الأنسجة أولهما .

٢٨-١ أولا : الحــــرارة **Temperature**

٢٨-١-١ استقبال الحرارة :

لايوجد دليل كاف على أن الحشرات تملك مستقبلات حرارية خاصة.وقد أمكن التعرف على بعض خلايا البشرة الحسية على قرن الاستشعار فى حشرة *Rhodnius* كمستقبلات حرارية ، ولكن لم تتوافر معلومات كهروفسيولوجية على هذا الموضوع .

وفى النطاطات تكون الحساسية الحرارية موزعة بدرجة أوسع على الجسم، بالرغم من أن قرون الاستشعار والرسغ هما أكثر الأجزاء حساسية للحرارة .

وفى دوراته الكتروفسيولوجية وجد أن مقدار الخرج الكهربى من عصب رسغ الصرصور يختلف باختلاف درجة الحرارة وقد عزز هذا إلى الاقتراح بوجود مستقبلات فى الرسغ، ولكن لن يجرى التعرف على أى من هذه المستقبلات، وبالمثل فإن المستقبلات الكيميائية الشفوية فى حشرات Phormia تعتبر حساسة للحرارة، حيث إن الخروج العصبى منها يزيد بتغير الحرارة ومن المحتمل أن تستخدم أو تكون ضمن جهاز استقبال حرارى مما يعطيها صفة مزدوجة أو وظيفة مزدوجة .

وقد يشمل جهاز استقبال الحرارى أيضا أعصاب غير متخصصة حيث تنتهى أطرافها فى منطقة الجليد integumeent والتى تعتبر مستقبلات طرفية للحرارة .

وحيث إن الحشرات من ذوات الدم البارد فيتعرض الجهاز العصبى المركزى نفسه إلى التغيرات الحرارية ويختلف الخرج الكهربى التلقائى من العقد العصبية باختلاف الحرارة .

وفى الصرصور تنقسم وحدات الجهاز العصبى المركزة إلى ٤ أقسام طبقا لاستجابتها للحرارة .

ففى القسم الأول يرتبط الخرج الكهربى (نبضة / ثانية) بالحرارة مباشرة، ويتغير بتغير الحرارة (تناسب) كما بالشكل التالى .

والنوع الثانى أو القسم الثانى يتناسب الخرج مباشرة مع درجة الحرارة، ولكن هناك منطقة انتقالية عند تغير الحرارة بانخفاض الحرارة يحدث ارتفاع فى الخرج سابق لعملية الانخفاض الناشىء عن الحرارة، وكذلك انتقلت الحرارة إلى جهة الارتفاع يحدث انخفاض انتقالى فى الخرج يليه ارتفاع، كما بالشكل التالى :

والنوع الثالث أو القسم الثالث يُسمى مستقبل البرودة (*Cold recepta*)، وينشط بانخفاض الحرارة كما بالشكل .

والقسم الأخير لايتأثر بالحرارة انخفاضاً أو ارتفاعاً كما بالشكل .

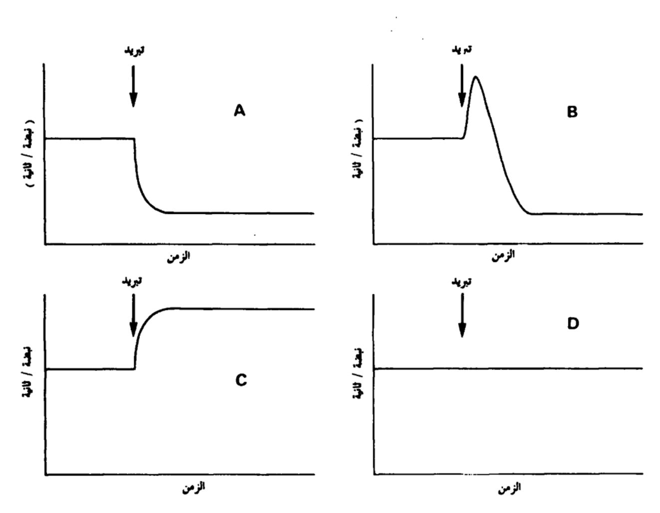
والأشكال الأربعة السابقة تبين ٤ أنواع من الخلايا العصبية من حيث استجابتها للحرارة فى الحبل العصبى للصرصور. وتبين الأشكال أن الحرارة تنقص فجائيا .

واستجابة الحشرة ككل يأتى من تأثير الحرارة الخارجية التى تؤثر على الدخل الحسى، ثم تقوم درجة حرارة الجسم بتعديل الخرج من الجهاز العصبى المركزى .

والتغيرات الحرارية فى درجة الحرارة للأجزاء الداخلية من الجسم تكون بطيئة عن التغيرات الطرفية، ولذا فإن الجهاز العصبى المركزى يتأثر فقط بالتغيرات الحرارية الخارجية المتواصلة أو المستمرة .

وهناك براهين قليلة على قدرة الحشرات على إستقبال والتوجه للحرارة المُشعة. وهذا حقيقى حتى على أنواع الحشرات الماصة للدم والتى تكون فيها الحرارة هامة للتعرف على العائل ولكن فى حشرة *Melomaphilo* (من رتبة

غمدية الأجنحة)،فإنه توجد ندب حسية على جانب الصدر الوسطى تغير حساسة الأشعة تحت الحمراء والحشرات يمكنها التعرف على التغيرات البسيطة فى درجة الحرارة للهواء ، ففى *Cimex* (رتبة *Reteraptena*) على سبيل المثال،فإنها تكون حساسة للتغيرات فى درجة الحرارة فى مندى أقل من أم،وكذلك النحل يمكنه التوجه إلى أحد جسمين حسب الحاجة الفرق بينهما درجتان .

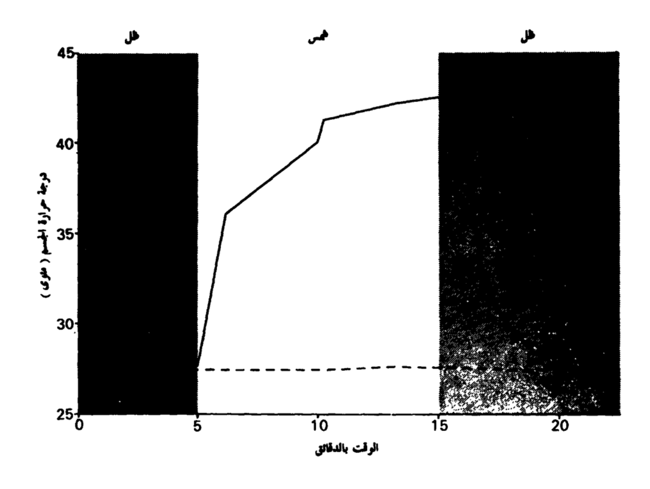


شكل (٢٨ - ١) رسم توضيحى يبين أربعة أنواع من الخلايا العصبية من حيث استجاباتها للحرارة فى الحبل العصبى للصرصور،وتبين الأشكال أن الحرارة تنقص فجائيا .

٢٨-١-٢ درجة حرارة الجسم

للسلوك الحشرى فى البحث عن العائل علاقة مباشرة بدرجة الحرارة، كما أن لدرجة الحرارة أهمية قصوى فى تأثيرها على عمليات الأيض، وكذا لها تأثير مباشر على الجهاز العصبى .

ويبين الشكل التالى درجة الحرارة للجسم فى أشعة الشمس المباشرة وفى الظل فى حشرة الجراد .

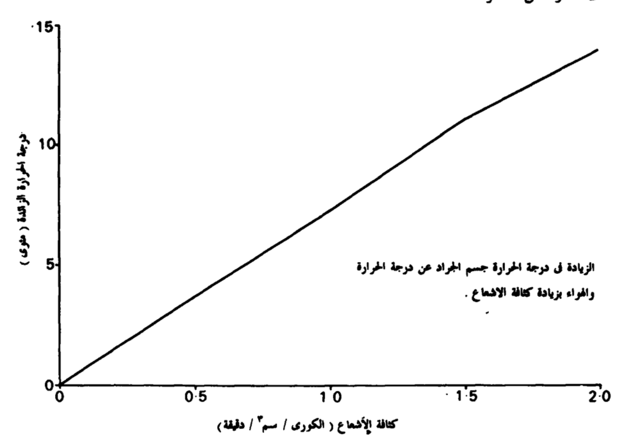


وعموما فإن درجة الحرارة فى جسم الحشرة ترتبط أو تقترب من حرارة الوسط ولكن العلاقة الوثيقة تختلف. وتعتبر محصلة للتوازن بين الحرارة المفقودة والمكتسبة بواسطة الحشرة ، تطبيقا لنتيجة الاختلاف فى هذا التوازن فإن درجة الحرارة يمكن أن تختلف عن درجة حرارة الهواء .

الحرارة المكتسبة Heat gain : تُزيد الحرارة الناتجة من النشاط الأيضى، وخاصة الناتجة عن النشاط العضلى، ولذا فإن حرارة الحشرات تميل إلى أن تكون أكثر ارتفاعاً إلى حد عن بيئتها وخاصة فى الرطوبة العالية، حيث يكون التبريد الناشىء عن عملية البخر أقل . وعملية الطيران تزيد من عملية الأيض حوالى ٥٠ مرة لها أهميتها من حيث تأثيرها على درجة حرارة منطقة الصدر فى الفراشات والتى يزيد فيه درجة الحرارة بمدار ١٠ درجات مئوية عن الوسط .

وفى الحشرات التى تكون فيه منطقة الصدر منفصلة عن منطقة البطن والرأس، فإن منطقة الصدر تكون أكثر إرتفاعا من حيث درجة الحرارة عن بقية المناطق . وفى الـ *Bumbe.* فإن منطقة الصدر تكون أكبر بحوالى ١٠°م عن منطقة البطن ويصل من ٥ – ١٥٪ فقط من هذه الحرارة بالتوصيل إلى الرأس والبطن .

وهذه العزل لمنطقة الصدر هام فى الحفاظ على درجة الحرارة الخاصة بعضلات الطيران والتى تعمل بكفاءة داخل مدى محدود من الحشرة .



شكل (٢٨ - ٣) : الزيادة فى درجة الحرارة فى جسم الجراد عن درجة حرارة الهواء بزيادة كثافة الأشعاع القيمة العليا لكثافة الإشعاع الناتج من الشمس يكون حوالى كالورى / سم² / فى الدقيقة

فالعامل الثانى المؤدى إلى رفع درجة حرارة الجسم فوق درجة الوسط أو البيئة هو الإشعاع الشمسى ، لذا فإن يرقات الجراد (الحوريات) فى الظل تكون أبرد بكثير عنها فى حالة التعرض للشمس . والزيادة فى درجة الحرارة عن بيئة الوسط تتناسب طرديا مع شدة الإشعاع .

وبالنسبة إلى جسم معين من الحشرات،فإن الزيادة فى الحرارة فى منطقة الصدر لرتبة غشائية الأجنحة،والذى تكون فيها عملية التوصيل بين الرأس والبطن من ناحية،وبين الصدر من ناحية أخرى ضعيفة نتيجة لضيق مسافة الاتصال بين الرأس،فمن ناحية والصدر والبطن من ناحية أخرى يكون فرق الحرارة أكبر من الفرق الموجود وفى رتبة مستقيمة الأجنحة .

والزيادة فى الحرارة تقل فى حالة سرعة الرياح العالية نتيجة لزيادة معدل البخر .

يؤثر اللون فى كمية الاشعاع الممحصة لذا فإن فى أشعة الشمس الساطعة فإن يرقات الجراد الصحراوى ذات اللون الأسود والبرتقالى تكون أكثر إرتفاعاً بمقدار ٦ درجات مئوية عن يرقات الانفرادية ذات اللون الأخضر .

وإذا كانت الحشرات أكثر برودة عن بيئتها،فإنها تحصل على كمية حرارة عن طريق الموجات الإشعاعية الطويلة المحيطة بالحشرات .

فقد الحرارة فى الحشرات : عملية البخر من جسم حشرات لها تأثير تبريدى على الحشرات،نظراً لفقد الحرارة الكامنة للتبخر التى تزال من جسم الحشرة .

وفى الحشرات غير المتحركة تعتبر أهم لفقد الحرارة هو عملية التبخير فعلى سبيل المثال فى المدى من ١٠ – ٣٠°م فإن ٨٠ – ١٠٠٪ من الفقد الحرارى فى حشرة *Anamoia* (غمدية الأجنحة) يتم من خلال عملية التبخير لذا فإن العوامل المؤدية إلى التبخر تؤدى إلى فقد الحرارة .

ومعدل التبخر من الجسم يتحدد بنسبة الرطوبة للبيئة الموجود بها الكائن .

ولذلك فإن الرطوبة العالية تؤدى إلى قلة التبخر،وبالتالى يكون الفقد الحرارى بسيطاً . والعكس صحيح فى الجو الجاف فيه تقل الحرارة من ٣ – ٤°م عن درجة حرارة الوسط .

ويمكن أن يحدث نقص فى عملية التبخير عن طريق التجمع الموضعى لبخار الماء حول الجسم.وهذا التأثير يزداد عن طريق الشعيرات والحراشيف التى تميل إلى الاحتفاظ بطبقة الهواء الساكن الملاصقة للجسم ، وبالمثل فإن الحشرات تستخدم الفتحات التنفسية فى تغيير درجة الحرارة ، فمثلا حشرة *Glassina* من رتبة ثنائية الأجنحة عندما تكون فتحاتها التنفسية مفتوحة يزداد البخر وتقلل الحرارة بمقدار ٠,٦°م عما لو كانت مغلقة ، كذا تعمل حركة الهواء على تقليل حرارة الجسم عن طريق زيادة سرعة البخر وعدم تجمعه موضعيا حول جسم الحشرة ولذا فإن سرعة الرياح العالية تعمل على الإقلال من حرارة الجسم .

وعملية البخر تقل فى درجة الهواء الباردة ، ولذا فإن فى غياب الاشعاع تزيد درجة حرارة الجسم زيادة بسيطة عن درجة حرارة الهواء بسبب الحرارة الناتجة من عملية التمثيل الغذائى .

وعند درجة الحرارة الأعلى يزيد التبخير وتقل درجة حرارة الجسم عن الوسط وعلى سبيل المثال فإن فى حشرات *Gostrimqrus* (من رتبة مستقيمة الأجنحة) عند درجة رطوبة فيه ثابتة ٦٠٪ فإن زيادة الحرارة عن ١٠°م تكون ٠,٦° وعند ٢٠°م هى ٠,٤°م وعند درجة ٣٠°م فإن الزيادة فى حرارة الوسط تصل إلى ٠,٢°م ؛ أى عند درجة رطوبة ثابتة فإن زيادة الحرارة تقلل الفرق بين حرارة الوسط وحرارة الجسم .

ويمكن إهمال حساب الحرارة المفقودة عن طريق تيارات الحمل من خلال القصبات الهوائية،ولكن الجزء المأخوذ فى الاعتبار هو المفقود من على سطح الجسم والذى يعتبر الجزء الرئيسى المفقود بتيارات الحمل،كما فى يرقات فرع الجراد الصحراوى *Schistacorca* والحشرات البالغة من الجراد *Locusta* فى حالة الطيران . وفى الحالة الثانية يكون حوالى ٦٠ – ٨٠٪ من فقد الحرارة بواسطة تيارات الحمل ، حوالى ١٠٪ عن طريق التبخر ، ١٠ – ١٥٪ بواسطة الإشعاع طويل الموجة وتزيد تيارات الحمل بإزدياد سرعة الرياح .

ويعتبر الفقد عن طريق التوصيل جزءاً غير هام، وكذا اكتساب الحرارة،باستثناء نقل الحرارة بين الجسم وطبقة الهواء الملاصقة مباشرة للجسم .

ويعتبر سطح الجسم الحشرى من العوازل الحرارية،إذ تقلل من فقد الحرارة .

كما تقوم الشعرات والحراشيف لكل من الـ *Bumbrus* ، *Noctua* من حرشفية الأجنحة بحجز طبقة من الهواء بينها تعتبر عازلاً حرارياً ملامساً لجسم الحشرة .

ويماثل نفس الوظيفة الأكياس الهوائية الموجودة على سطح المنطقة الصدرية فى شبكية الأجنحة *(droganflies)* .

وتعتمد كفاءة العزل الحرارى على كثافة الشعيرات ولكن عموماً فإن الزيادة الحرارية فى الحشرات الطائرة والتى تصل إلى ٥٠ - ١٠٠٪ وذلك بواسطة العزل الحرارى الجيد وتبلغ ٩° درجات مئوية فى فراشات الصقر Rowk .

ويبين الشكل التالى تأثير سرعة الرياح على درجة الحرارة فى حشرة الدروسوفيلا والمعرضة لإشعاع ثابت بكثافة ١,٥ كالورى / سم^{٢} / دقيقة .

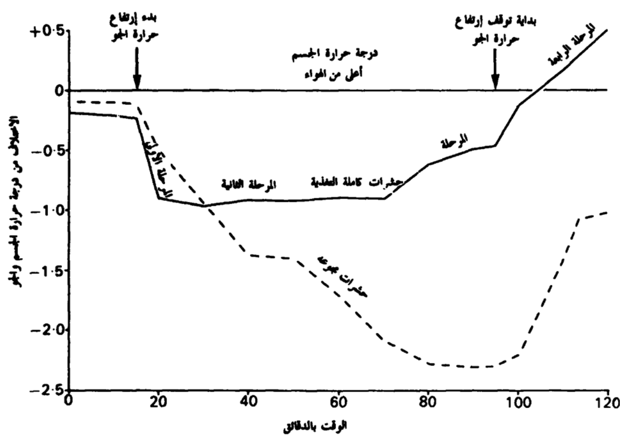
٢٨-١-٣ مدى تحكم الحشرات فى درجات الحرارة

وهناك بعض الحشرات يمكنها التحكم أو إظهار هذا التحكم فى درجات الحرارة داخل جسمها .

فعلى سبيل المثال فإن درجة حرارة الجراد تزيد بزيادة درجة حرارة الهواء،ولكن بعد فترة تصبح الحشرة أبرد من الوسط الموجودة فيه (المرحلة الأولى) : يلى ذلك أن فى حالة الحشرات المغذاة تماما تكون درجة حرارة الجسم فى حالة زيادة بنفس مسرعة ارتفاع درجة حرارة الهواء،لذا فإن الفرق بينهما ليكاد يكون ثابتا (المرحلة الثانية بالرسم) . وبعد فترة تبدأ درجة حرارة الجسم فى حالة زيادة،ولذا فإن الفرق بين الدرجة الخاصة بالحشرة والوسط تقل (المرحلة الثالثة) . وأخيراً عندما يقف ارتفاع حرارة الهواء تظل درجة حرارة الجسم فى الارتفاع حتى تزيد عن الوسط المحيط بها (المرحلة الرابعة) . وفى حشرات الجراد المجوّعه لاتزيد درجة حرارة الجسم بسرعة ارتفاع درجة حرارة الهواء ويزداد الفرق بين الاثنين وحتى عند توقف درجة حرارة الهواء،فإن درجة حرارة الجسم لاتتجاوز درجة حرارة الهواء .

ولذا أقترح الآتى : أن الحرارة تعمل على حث مستقبلات عصبية على إفراز مادة فى الدم،وهذه المادة تعمل على زيادة بعض عمليات التمثيل الغذائى،لذا فإن الحرارة تزيد بسرعة أكبر من زيادة الهواء عما لو كان عامل التوصيل بين الهواء والجسم هو العامل الوحيد لنقل الحرارة . وهذه الميكانيكية فى نقل الحرارة تجعل الحشرة فى حالة اتزان سريع مع بيئتها،وتمكن الحشرة من استخدام زيادة الحرارة لصالحها،حيث تكون تلك الزيادة مؤقة وقابلة للتغير .

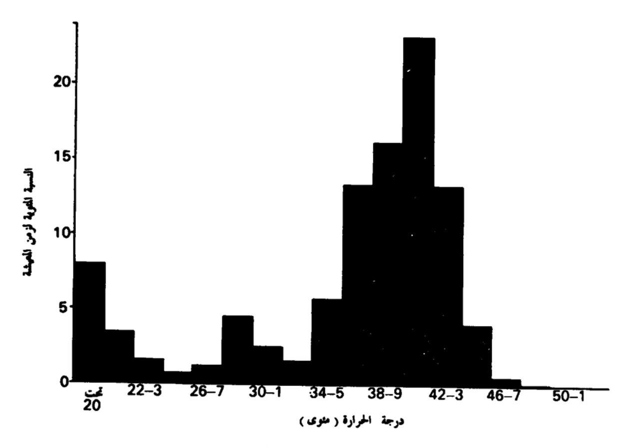
وفى الجراد المجوّع فإن عمليات التمثيل تضطرب وتصبح الحشرة (غير قادرة) على الحفاظ على درجة حرارتها ويبين الشكل التالى الاختلاف بين درجة حرارة جسم حشرة *Locust* ودرجة حرارة الهواء عند زيادة درجة حرارة الهواء من ٢٠ - ٣٥°م .



شكل (٢٨ – ٤)   الاختلاف بين درجة حرارة جسم الجراد ودرجة حرارة الجو عندما يرتفع درجة حرارة الجو تدريجيا من ٢٠ إلى ٣٥°م (كلارك ١٩٦٠)

ويوجد تنظيم فسيولوجي حراري في حشرات *Kaciuscol* (رتبة مستقيمة الأجنحة) وينتج هذا التحكم بتغير الحشرات للونها وفي الظروف الحرارية المنخفضة تكون الحشرات أكثر قتامة، لذا فإنها تمتص إشعاعاً أو طاقة أكثر .

ويشمل التنظيم الحراري تغيير السلوك الحشري فتتجنب الحشرة مثلا درجات الحرارة الشاذة الغير مناسبة فمثلا تصبح حوريات الجراد *Schistocerca* أكثر نشاطا في درجة ٤٤°م وهي الدرجة القريبة من الجزء الحراري أو الطرف الحراري المميت العلوي . وقد تتحرك الحشرة إلى وسط بارد، فيحدث لها نشاط مفاجيء قصير، ويؤدي إلى ابتعادها عن هذا الوسط فلا تموت من الحرارة الزائدة أو تستقر في درجة حرارة منخفضة لاتساعد عملية التمثيل أن تتم بكفاءة، أو بالتالي تميل الحشرات إلى المعيشة في الوسط الملائم لها أكبر مدة ممكنة، ويمتد هذا المدى من ٣٥ – ٤٥°م في الجراد وتصل إلى أقصاها في ٤٠ – ٤١°م، أي أنها تميل للمعيشة في الجراد الحراري العلوي من المدى المفضل . وسلوك الحشرة مثل هذا السلوك يعطى درجة مثلى من سرعة عملية التمثيل، ويبين الشكل التالي المدى المفضل للحرارة عن طريق قياس الوقت الذي تميل فيه الحشرات إلى المعيشة .



شكل (٢٨ - ٥) درجة الحرارة المفضلة للجراد ممثله بكمية الوقت المبذول عند درجات حرارة مختلفة (Chapman, 1965)

ويختلف السلوك فى الحقل حتى تحفظ درجة حرارة الجسم فى المدى الملائم ففى درجة الحرارة المنخفضة تواجه الشمس بجانبها حتى يتعرض أكبر جزء للشمس وفى حرارة ٣٩ - ٤٣°م تدور الحشرة لتواجه الشمس مباشرة حتى يتعرض أقل جزء منها للشمس،ويسمى ذلك الوضعين *flonkig and facing* ويكون للسطح المعرض فى الحالتين من حيث المساحة = ٦ : ١ لذا تنخفض الحرارة فى حالة *facy* . وعندما تكون الحرارة أعلى،فإن الحشرات تفرد أرجلها لكى يرتفع جسمها عن الأرض إلى الوضع المناسب،وهذا يسمح بدوران حر للهواء حول الجسم.ولتجنب حرارة الأرض،فمثلا وجد أن درجة حرارة الأرض ٥٦°م كانت درجة حرارة الهواء على بعد ٢م ٤٠°م ودرجة حرارة الجراد فى وضع فرد الأرجل ٤٣°م وعند زيادة الحرارة على الأرض تتسلق الجرادة النموات الخضرية حيث الظل والبرودة الناتجة عن الحمل والبخر بواسطة الهواء . وفى الليل عند انخفاض الحرارة فإن الجراد يربض على الأرض ليحصل على الحرارة بواسطة التوصيل . وهذه الأنشطة المختلفة تحفظ درجة حرارة الجسم بين ٣٥ - ٤١° لا طول فترة ممكنة .

وهناك سلوك مماثل فى حشرات *Argynmis* (رتبة حرشفية الأجنحة)،فهى تفرد أجنحتها وتتوجه إلى الشمس لكى تحصل على زيادة فى درجة الحرارة تقل إلى ١٧°م ويقل أو يزيد فرد الأجنحة لكى تحافظ على درجة حرارة

الجسم بين ٣٢ – ٣٧°م،فإذا زادت درجة الحرارة بدرجة كبيرة،فإن الحشرة تطوى أجنحتها على ظهرها وتعود إلى الظل .

وكثير من الحشرات مثل الجراد والفراشات لها القدرة على درجة حرارتها بواسطة اهتزاز الأجنحة بدون طيران . وهذا السلوك يلاحظ فى حالة وضع الحشرة فى درجة حرارة تحت المثلى للطيران وزيادة الحرارة فى مثل هذه الحالة يؤهل الحشرة لمرحلة الطيران الطيران الفعلى . ويمكن لعملية التهوية السابقة أن تزيد درجة الحرارة إلى حوالى ٢٦°م فى درجة حرارة هو مقدارها ١٨°م . وتقوم حشرات *Geutrups* (غمدية الأجنحة) بالقيام بمثل هذا الارتفاع درجة الحرارة عن طريق إنقباض عضلات الأجنحة بدون تحريك الأجنحة .

وأسلوب التحكم الحرارى أو التنظيم الحرارى يكون متطوراً، كما فى الحشرات الأجتماعية فعلى سبيل المثال فإن النمل يقوم بنقل يرقاته إلى العش إلى المكان المناسب حرارياً ففى الأيام الدافئة فى الصيف تنقل اليرقات الأكثر قدما أى الأكبر عمراً إلى قرب سطح العش،بينما فى الشتاء تنقل على بعد قدم أو أكثر تحت السطح لتفادى عملية التجمد وفى الأيام الحادة التى تقوم حشرات النمل *Formica* (رتبة غشائية الأجنحة) بسد مدخل العش ببعض مواد العش لإيقاف دخول الهواء الساخن .

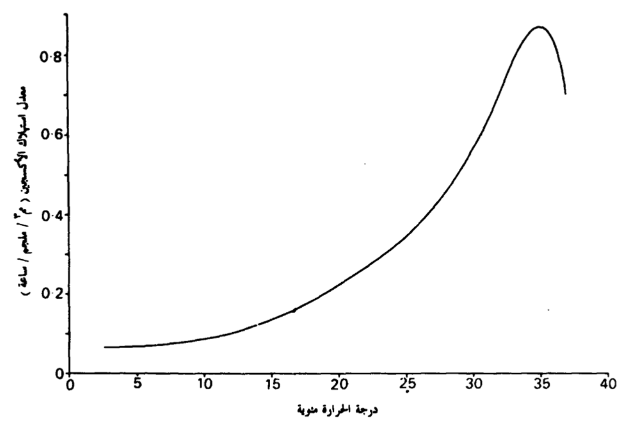
وقد درس التحكم فى درجة الحرارة جيداً فى نحل العسل *Apis* ففى درجات الحرارة العالية تقوم الشغالة بالوقوف فى مدخل الخلية وتهز أجنحتها فى حركة مروحية لخلق تيار هوائى فى العش،وهذا كاف لخفظ درجة حرارة الحضنة تحت ٣٦°م،وذلك عندما يكون جو الخلية ٤٠°م ويمكن أن تحضر الشغالة بعض المياه للمساعدة فى التبريد بواسطة تبخر هذه المياه وعند درجات حرارة أعلى،فإن النحل يغادر الأمشاط،ويتجمع خارج الخلية لتجنب الحرارة الناتجة من أجسامها نتيجة لعملية التمثيل وعلى العكس فى الشتاء عند عدم وجود الحضنة،فإن الحشرات تتجمع بين عدد أقل من الأمشاط وهذا السلوك يبدو واضحا عند دخول الحرارة إلى ١٥°م وتكون درجة الحرارة داخل هذا التجمع ٢٠ – ٢٥°م نتيجة للحرارة الناتجة عن التمثيل وهكذا بعمليتى التجمع والإنتشار يمكن للنحل تنظيم درجة حرارته .

٢٨-١-٤ التمثيل الغذائى

يمكن القول بأن زيادة الحرارة تزيد فى سرعة عملية التمثيل،ويتضح ذلك فى زيادة استهلاك الأكسجين،كما فى الشكل (٢٨-٦)،ولكن عند درجات الحرارة التى تقترب فى الحد الأعلى المميت،فإن سرعة التمثيل تقل ولاتظهر كل الحشرات نفس هذا السلوك البيانى للعلاقة بين درجة الحرارة وسرعة التمثيل،ففى النحل يصل استهلاك الأكسجين إلى اقصاه عند درجة ١٠°م،ويقل على كلا جانبى هذه الدرجة كما يتضح فى الشكل التالى :

وبالمثل فى حالة الكمون كما فى بيض حشرة *Austyoicetes* وهى من رتبة مستقيمة الأجنحة،فلا يكون هناك تطور على درجة ٢٥°م ويحدث الخروج من البيض بنجاح على درجة ١٠°م . وزيادة معدل التمثيل الغذائى بارتفاع درجة الحرارة ينعكس على زيادة سرعة التطور، ولذلك فإن التطور فى يرقات الجراد يأخذ ٤٠ يوماً على درجة ٢٧°م ويأخذ ٢٠ يوماً على درج ٤٣°م ، وكذلك فى فترة التعذير فى الـ *Tenebrio* تأخذ ٣٢٠ على درجة ٢١°م وتأخذ ١٤٠ ساعة على درجة ٣٣°م ويختلف المدى الذى يحدث فيه التطور بين ٥ درجات و ٢٨ درجة فى حشرات الـ

Ptinus وهى من رتبة غمدية الأجنحة ، ١٥ – إلى ٤٠ درجة فى حشرات الـ Tribolium (رتبة غمدية الأجنحة) بينما فى حشرات الـ Astogobius وهى فى الخنافس ساكنة الكهوف يكون المدى الحرارى فى ١ – ١,٧ درجة مئوية .

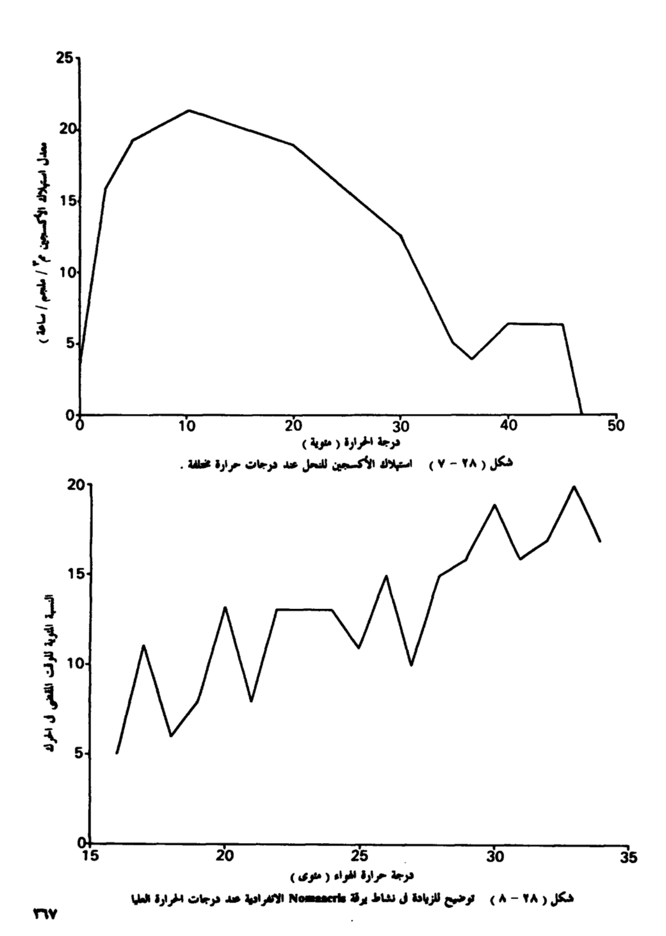


شكل (٢٨ – ٦) استهلاك الأكسجين فى الصرصور الأمريكى عند درجات حرارة مختلفة .

وهناك اتجاه عام فى معظم الحشرات فى أنها تكون أكثر نشاطاً فى درجات الحرارة العالية، كما فى يرقات Nomadacris والتى تقضى ٥٪ من وقتها فى حالة نشاط على درجة ١٦°م و ١٥٪ من وقتها فى حالة نشاط على درجة ٣٤°. والشكل التالى يوضح الزيادة فى نشاط يرقات Nomadacris مع زيادة الحرارة (شكل ٢٨–٨)، ويوضح شكل ٢٨–٩ سرعة وضع البيض فى حشرات Taxoptera على درجات حرارة مختلفة .

وتتم معظم العمليات فى درجات حرارة مثلى أى تتم بأعلى كفاءة أو بأكثر سرعة ويتقل العمليات فى درجات حرارة أعلى أو أقل من هذه الدرجة .

ولكن يمكن وضع أساس للدرجة المثلى على أسس مختلفة فعلى سبيل المثال فإنه يمكن أعتبار الدرجة المثلى هى الدرجة التى تتم فيها عملية بأكمل استهلاك من الطاقة كإكمال عملية التطور مثلا أو مرحلة تطورها معينة .



شكل (٢٨ – ٧) استهلاك الأكسجين للنحل عند درجات حرارة مختلفة .

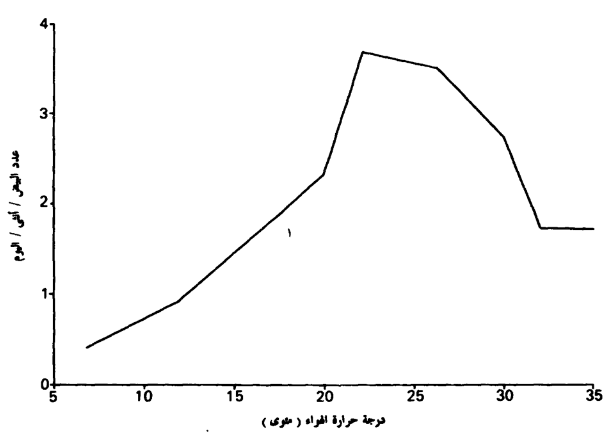
شكل (٢٨ – ٨) توضيح للزيادة في نشاط يرقة Nomaacris الانفرادية عند درجات الحرارة العليا

ففى حشرة *Glassina* من رتبة ثنائية الأجنحة تستهلك العذراء كمية أقل من الدهون عند درجة ٢٢ – ٢٤°م بينما على درجات الحرارة الأعلى يزيد استهلاك الدهون دون نقص مدة مرحلة العذراءابينما فى درجات الحرارة الأقل يزيد مرحلة العذراء من حيث المدةولا تقضى كمية الدهون المستهلكة وبدلاً من ذلك يمكن القول أن درجة الحرارة المثلى هى الدرجة التى يكون فيها النمو والتطور أسرع ما يمكن ، أو هى الدرجة التى ينتج فيها أكبر كمية من الحشرات وتكمل تطورها فى وقت معين .

أما بالنسبة للحشرات البالغة،فان الدرجة التى ينتج فيها أكبر كمية من البيض أو يطول فيها عمر الطور البالغ لها درجاتها المثلى المستقلة .

وزيادة فترة الطول البالغ غالبا تعتمد على درجات الحرارة غير المرتفعة والتى تكون فيها عملية التغذية،وتتم بصورة اعتيادية ومن المحتمل أن يكون ذلك بسبب قلة الطاقة المستخدمة أو المستهلكة،ويكون إنتاج البيض فى درجته المثلى عن منتصف المدى الحرارى العادى،كما فى الـ *Taxaptena*،والتى تكون درجتها المثلى فى وضع البيض عند ٢٥°م والمدى الحرارى يكون بين ٥ – ٣٥°م .

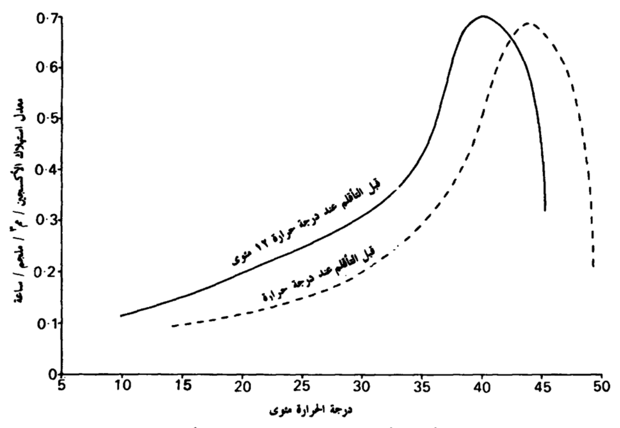
وربما يوضع هذا توازن بين استخدام المخزون فى عمليات التمثيل فى الحشرات البالغة وبين استخدامه فى إنتاج البيض (المح) .



شكل (٢٨ – ٩) معدل وضع البيض لحشرة Toxoptera عند درجات حرارة مختلفة .

٢٨-١-٥ الأقلمة

الأستجابة الحرارية فى الحشرات ليست عملية ثابتة أو إستاتيكية ولكنها تختلف طبقاً للتجارب المعرضة لها الحشرات قبل أجراء الاستجابة الحرارية ويسمى هذا التعديل فى السلوك الحرارى بالأقلمة فعلى سبيل المثال استهلاك الأكسجين فى *Melosama* (رتبة غمدية الأجنحة) وذلك فى طور البلوغ يزيد مع زيادة درجة الحرارة ولكن مستوى هذا الاستهلاك يعتمد على درجة الحرارة التى حفظت عليها الحشرات قبل إجراء تجربة معدل استهلاك الأكسجين، فيزيد هذا الاستهلاك فى الحشرات التى تأقلمت على درجات حرارة أقل قبل إجراء التجربة الخاصة بأستهلاك الأكسجين وتأثير الحرارة على هذا الأستهلاك ، وكذا يلاحظ إنخفاض درجة الحرارة المثلى لاستهلاك أقصى كمية أكسجين بالأقلمة على درجات الحرارة الأقل شكل ٢٨-١٠ .



شكل (٢٨ - ١٠) التأثير على الأكسجين المستهلك لحشرة Melasoma قبل التأقلم عند درجات حرارة مختلفة .

٢٨-١-٦ الحدود القصوى لدرجة الحرارة المميتة

فى النهاية القصوى للمدى الحرارى، وذلك أعلى من الدرجة المثلى تظهر الحشرات نشاطاً زائداً بدرجة حادة وتبع ذلك عدم المقدرة على الحركة. وتلك المرحلة تسمى مرحلة الغيبوبة الحرارية يتبعها موت الحشرة . وتعتمد درجة حرارة موت الكائن على النوع، وفترة التعرض، ومدى تداخل العوامل الأخرى، وبالذات الرطوبة .

والحشرات ذات الحجم الكبير تتحمل درجات حرارة عالية ، لأنها تبرد بواسطة عملية البخر من جسمها ، وذلك لفترة حوالى الساعة وخاصة إذا كان الهواء جافاً فالصراصير مثلا تموت على درجة ٣٨°م عند درجة رطوبة عالية،ولكنها تتحمل درجة ٤٨°م إذا كان الهواء جافاً .

وعندما تكون فترة التعرض للحرارة العالية طويلة فإن الرطوبة يكون لها تأثير عكسى لأن درجة الرطوبة المنخفضة فى تلك الحالة تجعل الحشرات تموت نتيجة لعملية الجفاف،لذا فإن حشرة *Blotta* تستطيع أن تعيش ٢٤ ساعة على ٣٧ - ٣٩°م إذا كان الهواء رطباً،ولكنها تموت فى نفس الظروف إذا كان الهواء جافاً .

وفى الحشرات الصغيرة مثل *Lice* فإن الرطوبة ليس لها تأثير على درجة الحرارة المميتة حيث يكون حجم الماء المتاح لعملية البخر قليلا،بينها يكون السطح الذى يتأثر بالحرارة كثيراً نسبيا .

وعموماً فإن معظم الحشرات يكون التعريض الحرارى قصير المدى المميت يكون فى المدى من ٤٠ - ٥٠°م .

ولكن الحشرات الموجودة فى أماكن معينة،فإن درجة الحرارة المميتة تختلف اختلافاً نسبياً ، لذا فحشرات *Gruylalotto* التى تعيش على مناطق مرتفعة جداً فى قمم جبال روكى تموت على درجة ٢٠°م أما حشرات *Thermalra* فإنها تتحمل حتى ٥١°م وفى يرقات *chirans* فإنها تعيش فى ربيع حتى تصل درجة الحرارة فيه ٤٩ - ٥١°م،وتكون درجة الحرارة المميتة فى هذه الحالة أعلى بكثير من هذه الدرجة .

وتختلف الدرجة القصوى أو الحدود ذو القصوى لدرجة الحرارة المميتة تبعا لخبرات الحشرة فى مرحلة تسابق فمثلا حشرة دروسوفيلا المرباه على ١٥°م . والتى تظل على نفس الدرجة فى مرحلة البلوغ،فإنها تتحمل درجة حرارة الهواء الجاف حتى ٣٣,٥°م لمدة ٥٠ دقيقة ، ولكن إذا ربيت على ٢٥°م فإنها تتحمل درجة ٣٣,٥ السابقة لمدة ٣٠ دقيقة . وإذا ما ربيت اليرقات على درجات أعلى من ذلك،فإن فترة بقائها تزيد إلى ١٤٠ دقيقة .

ويمكن تقسيم الأقلمة إلى نوعين أو نمطين .

اقلمه راجعة إلى ظروف مرحلة (مرحلة المدى الطويلة) .

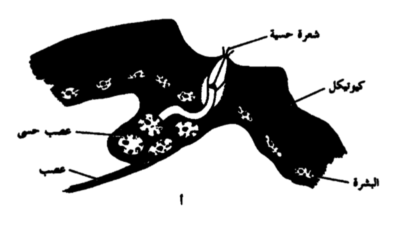
ومرحلة المدى القصير والتى تعتمد على الظروف الوقفية وتكون عكسية بالأقلمه الفسيولوجية ومرحلة الأقلمه الفسيولوجية تكون واضحة فى الظروف الجافة عنها فى الظروف الرطبة مما يدل على أن هذه الأقلمه تعطى مقارنة لظروف ولكن ليس لدرجة الحرارة .

ويتبع الموت الناتج عن درجة الحرارة العالية من عوامل مختلفة منهما فقد البروتين لطبيعة أو خلل فى الميزان التمثيل يؤدى لتراكم المواد السامة . ففى الذبابة الزرقاء فإن اليرقات المرباه على درجة حرارة عالية يتجمع الهيموليمف الخاص بها الفوسفات العضوى وغير العضوى وزيادة الأدينيل بيرفوسفات . وفى بعض الحالات يستنفذ المخزون الغذائى فعلى سبيل المثال فى حشرات *Pedicukus* فإنها تعيش بصورة أفضل على درجات الحرارة العالية إذا ما غذيت حديثا وقبل التعرض مباشرة - وعلى الفترات الطويلة من التعرض الحرارى يكون الموت غالباً من الجفاف .

٢٨-٢ الرطوبة Humidity

٢٨-٢-١ مستقبلات الرطوبة

عرفت مستقبلات الرطوبة عن إجراء تجارب الاستئصال وهى توجد بصور مختلفة . ففى حشرات الـ Tenelrio تكون عبارة عن أكياس على شكل خابور ذى جدران رفيعةوهناك تركيبات مشابهة ولكنها متفرعة كما فى خنافس *Tribolium* كما بالشكل (448B)،ويحتمل أن يكون التركيب من نوع الأوتاد والحوفية Caelaconicpegs هو المستقبل للرطوبة فى حشرات الـ *Melanaplus*،بينما فى حشرات القمل *Pediculus* فإن التركيب المستقبل للرطوبة عبارة عن خصله من أربع شعيرات متصلة بعدة خلايا عصبية (أنظر شكل ٢٨-١ أ ، ب) .





شكل (٢٨ - ١١) عضو Tuft الموجود على قرن استشعار Pediculus
(ب) مستقبلات الرطوبة المتفرعة الموجودة على قرن استشعار Tribolium

وفى معظم الحالات فإن مستقبلات الرطوبة أمن التعرف عليها فى قرون الاستشعار،ولكن قد توجد أيضاً على الملامسة الغمية كما توجد فى حشرة الدروسوفيلا (اليرقات) على الجوانب السفلى من حلقات الجسم الخلفية . كما تشكل الشعيرات الحارسة للقصبات الهوائية فى حشرات *Glassina* عضواً حساساً للرطوبة ونظراً لموضعها فانها لاتتأثر فقط بالوسط البيئى الموجودة به الحشرة،بل تتأثر بالهواء الخارج من تلك القصبات – والنبضات الصادرة من تلك الشعيرات تنتج تثبيطاً مركزى لعملية *Lacamation* أو التحرك .

وعملية فعل الرطوبة وكيفية تأثيرها غير مفهومة،ولكن هناك احتمالات كثيرة لذلك . وهناك احتمال أن تعمل المستقبلات عند ارتطام جزيئات الماء بها كنظائرها من المستقبلات الكيميائية وكما أن هناك وجهة نظر أخرى وهى أن المستقبلات توجد بها مواد هيجروسكوبية والتى تمتص الماء بنسب وجودها فى الجو المحيط بها .

وأخيراً فتعقد الماء من الشعيرات الحسية ينتج اختلافاً فى درجة الحرارة راجعاً إلى عملية البخر . وقد يكون التغير فى البيئة الداخلية للخلية المستقبلة يعمل على تغيير المكونات الكيماوية والضغط الأسموزى للسيتوبلازم مما ينتج عنه نبضة عصبية .

وقد أقترح عموما وجود نوعين من المستقبلات الخاصة بالرطوبة،أحدهما مسئول عن الرطوبة،والآخر مسئول عن الجفاف.والبراهين على ذلك ليست قاطعة .

٢٨-٢-٢ الاستجابات المختلفة للرطوبة

تؤثر الرطوبة على عملية الأيض،وبالتالى عملية التطور فى الحشرات .

وعلى سبيل المثال فإن بيض حشرات *Ptimus* ينمو فى ١٥ يوماً فى درجة حرارة ٢٠°م ورطوبة ٣٠٪،ولكن عند ٩٠٪ رطوبة فإن فترة النمو الكامل تأخذ ١٠ أيام فقط . كذلك سرعة وضع البيض تزيد زيادة ودرجة الرطوبة . وانخفاض سرعة الأيض لزم بانخفاض درجة الرطوبة تتحد بالاختلاف فى هذه الدرجة،حيث بزيادة فقد الماء تؤدى إلى محتوى مائى قليل عامة فى كل الأنسجة وفى بعض الأحيان لايكون للرطوبة هذا الأثر على الأيض . ففى حشرات البق *Cniex* والأخرى التى تعيش بيئة جافة فإن البيض لايتأثر بارتفاع الرطوبة أو انخفاضها،بينما فى حوريات الجراد *Lacusta* تنمو بسرعة على رطوبة نسبية ٧٠٪ وتقل عند إنحرافها عن هذه الدرجة من الرطوبة زيادة أو نقصا .

وتؤثر الرطوبة أيضا على سلوك الحشرات فمعظم الحشرات لها مدى مفضل من الرطوبة تكون عنده نسبيا غير نشطة . بينما تكون فى خارج هذا النطاق أكثر نشاطاً حوريات الجراد *Schistocerco* يكون المدى المفصل ٦٠ - ٧٠٪ رطوبة نسبية . أما فى الحشرات البالغة من *(Tenelrio)*،فإنها تختار دائما الرطوبة الأقل من بين أى درجتين مختلفتين فهى تفضل ٥٪ رطوبة مثلا عن ١٠٪ وبالعكس فى حشرات *Agriotes* (رتبة غمدية الأجنحة)،فإن اليرقات تختار الدرجة الأعلى فى مداها التفضيلى للرطوبة . وهذه الاختلافات تعكس الاختلاف فى درجة قابلية الكيوتيكل للبلل بالماء ففى حشرات *Tenelris* تكون غير منفذة (الكيوتيكل غيرم فقد) نسبياً كيوتيكل يرقات حشرات *Agrdates*،فإنها سهلة النفاذية للماء .

وشدة التفاعل لدرجات الرطوبة المختلفة تختلف فى الأجزاء المختلفة من مدى الرطوبة ولكن معظم الحشرات لها أعلى درجة حساسية عند أعلى درجة رطوبة أو عند درجات الرطوبة العالية ، فعلى سبيل المثال فإن حشرات *Tenelris* تظهر تفضيل لدرجة الرطوبة الأقل بين درجتين من الرطوبة تتعرض لهما،ولكن تحت رطوبة ٧٠٪ رطوبة نسبية فإن شدة تفاعلها مع الرطوبة تكون بدرجة أقل،حتى ولو كان الفرق بين الدرجتين ٤٠٪، بينما فوق ٧٠٪ رطوبة نسبية يؤدى إلى أن أى درجة رطوبة زائدة تؤدى لتفاعل شديد بين الحشرة والرطوبة،ولو وصل هذا الفرق حتى ٥٪ .

وفى الجزء العلوى من مدى الرطوبة الملائم فإن يرقات *Agriats* تستجيب لفروقات فى الرطوبة تصل إلى ٠,٥٪ .

وتفضيل الحشرة لمدى معين يمكن أن يختلف باختلاف محتوياتها المائية فمثلا حشرات *Tribolium* لها تفضيل للدرجة الأقل من الرطوبة ولكن عند وجودها بدون غذاء أو ماء لمدة ٣ - ٤ أيام،فإن ميلها للرطوبة العالية يزداد وسرعة التغيير هذه تعتمد على سرعة فقد الماء .

وفى الـ *Tenelrio* عند إمرار الحشرات من المنطقة الجافة إلى الجانب الرطب من غرفة تجارب الاختيار،فإنها تقف وتحدث حركات بفروق الاستشعار ثم ترجع إلى المنطقة الجافة والعكس فى الـ *Agriates* .

ومثل هذه الاستجابات تجعل الحشرة فى مداها المرغوب من الرطوبة،وتكون مسئولة أيضا عن مدى وجودها فى الحيز الضيق *micro - umrnon* التى تحتله الحشرة فى الحقل .

والجزء العلوى من التربة تختلف فيه درجة الرطوبة وتتكون الرطوبة عالية فى بعض أجزائه ، مما يؤدى إلى تغير فى *micro - inrronent*،فيتغير طبقا لذلك الكائنات الموجودة فيه بدرجة مؤقتة .

٢٨-٢-٣ الرطوبة ومدى بقاء الحشرات حية

يختلف الوقت التى ينبغى فيه الحشرات حية عند درجات الرطوبة المختلفة ويعتمد ذلك على مقدرة الحشرات على الأحتفاظ بالمكونات المائية لها .

فإذا ما انخفضت درجة الرطوبة بدرجة كبيرة تموت الحشرات وبالرغم من ذلك فهناك استثناءات لذلك .

وفى الأطوار التى لاتستطيع تعويض فقد الماء مثل البيض وطور العذراء فإن فترة حياتها تتناسب عكسيا مع سرعة فقد الماء أو بطريقة تقريبية مع العجز فى عملية التشبع فعلى سبيل المثال،فإن العذراء لحشرة *Glassimo brevipolpis* تفقد الماء بسرعة ١٠,٢ مجم / سم / ساعة / م زئبق،وتكون نسبة الموت عالية عند درجة تشبع تقابل ٥ م زئبق . وفى الجانب المقابل فإن عذارى خشرة *G. Swynmortani* تفقد الماء بدرجة ابطأ (١,٦م / سم / ساعة / م زئبق) ويكون الموت بنسبة قليلة عند ٢٠م/ زئبق .

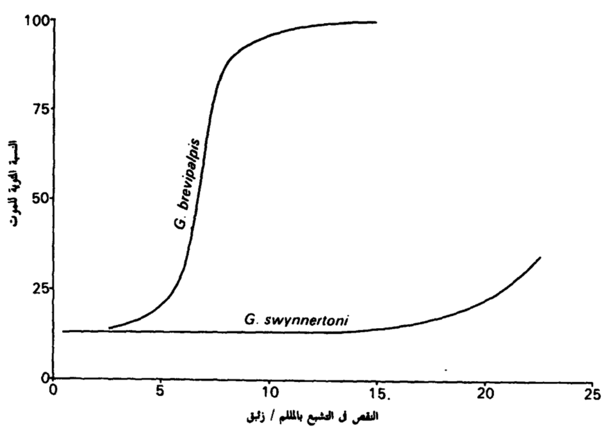
وعندما تستطيع الحشرة التعويض المائى المفقود،فإنها تتحمل درجات أو مدى أكبر من الرطوبة النسبية ، لذا فإنه لايوجد مدى خارجة تموت الحشرات،كما هو الحال بالنسبة للحرارة (طالما هناك تعويض مائى)،ولكن توجد نسبة معينة من الموت عند درجة الرطوبة المنخفضة حتى مع وفرة المدى المائى،وذلك يمكن بأن الطاقة اللازمة للحفاظ على المستوى المائى فى الحشرة تظهر تأثيرها على عملية الأيض فى الحشرات وفى الجانب المقابل فإن الرطوبة العالية تؤدى إلى موت الحشرة لصعوبة التخلص من مائها الزائد تحت تلك الظروف بالسرعة المطلوبة . ويحدث ذلك فى حشرات *Tenelrio* على درجة رطوبة ٧٠٪ وحرارة ٣٠°م .

ويبين الشكل التالى العلاقة بين نسبة الموت فى حشرتى *Glassina brenipalpis* ، *G. Csnymertmi* والنقص فى درجة التشبع مقدرة بالعمليمتر زئبق .

٢٨-٢-٤ اصطلاح

يطلق الاصطلاح *Cryptalriasis* على الحالة التى توجد فيها الحشرة أو الكائن لاتبدى أى مظهر مرئى من مظاهر الحياة وتتوقف عمليات النشاط الأيضى توقف تام وعكس عند ملائمة الظروف والحشرة الوحيدة المعروفة بذلك هى يرقات *Plypedilum* (من رتبة ثنائية الأجنحة) وهى نوع من الذباب غير اللاذع يعيش فى البرك على الصخور غير المظللة فى نيجيريا . ففى الفصول الجافة تجف هذه البرك وتكون درجة حرارة السطح للصخور حوالى ٧٠°م .

ومن المعروف أن هذه الحشرة تموت عند تعرضها لمدة ساعة لدرجة حرارة ٤٣°م،ولكن إذا حدث لها فقد الماء *Dehydroted*،حتى يصير أقل من ٨٪ من الكمية الأصلية،فإنها تتحمل درجات الحرارة العالية لمدة طويلة من الزمن .



(شكل ٢٨-١٢) تأثير درجة التشبع فى حياة عذارى G. bervipalpis و G. swynnertoni

ومن الملفت للنظر أنها تتحمل ١٠٢°م لمدة دقيقة أو تتحمل – ١٩٠°م فى الهواء السائل لعدة أيام .

ويمكن لليرقات تحمل عملية الإزالة التامة للماء الحر لمدة ثلاث سنوات على درجة حرارة الغرفة،وبعضها يظهر شفاءً مؤقتا بعد عشر سنوات . وهناك أدلة على أن يرقات أنواع *Soora* (ثنائية الأجنحة) وبعض يرقات *Cerotapagnid* تظهر الظاهرة موضوع المناقشة . وهناك بعض الحشرات تملك أنسجة لها نفس الخاصية،ولكن الحشرة ككل لاتملك هذه الخاصية،فمثلا خلايا الدم فى خياشيم حشرات *Taphraphil* (ثنائية الأجنحة)،وخاصة العذارى كذلك حشرات يرقات *Siolis* يمكنها تحمل التخفيف التام لمدد طويلة،ولكنها عند إعادة الماء لها تظهر نشاطاً حيوياً مثل عملية التجلط .

القســم الســادس

الدم و الهرمونات والفرمونات

The blood, hormones and pheromones

الفصـل التاسـع والعشـرون

الجهـــاز الـــدورى
THE CIRCULATORY SYSTEM

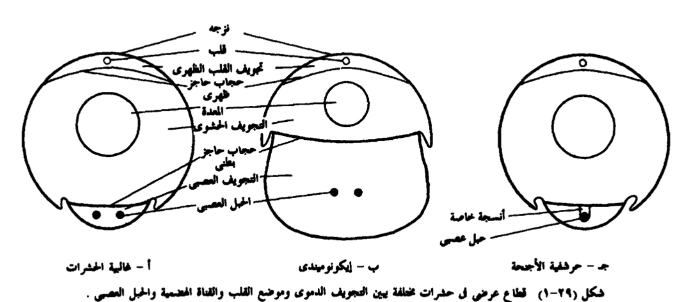
تحتوى الحشرات على جهاز دورى مفتوح يتم دوران الدم فيه عن طريق نشاط الوعاء الظهرى الطولى والذى يتكون من قلب خلفى والأورطى الأمامى . وعندما تنبسط عضلات القلب ، فإن الدم يمر إلى داخله خلال فتحات ذات صمامات ، بينما فى حالة انقباض القلب ، والذى يكون من الخلف للأمام فإن الدم يُضخ من الخلف إلى الأمام ، ثم إلى الخارج عبر الأورطى . وهناك غشاء رقيق عضلى (حجاب حاجز) ***diaphragm*** يفصل القلب عن معظم فراغ الجسم بينما فى بعض الحشرات نجد أن بها غشاءً بطنيًّا يفصل الحبل العصبى عن فراغ الجسم . وهذان الغشاءان هما والأعضاء النابضة المرتبطة بالزوائد يكملون عمل أو نشاط الوعاء الظهرى .

ويختلف عدد مرات انقباض القلب تبعا لاختلاف النوع وحتى داخل النوع فإن هناك إختلافات على حسب الأطوار المختلفة ، وكذلك على حسب الحالة الفسيولوجية للحشرة الواحدة . وفى بعض الأحيان يبدأ الأنقباض فى القلب من الأمام بدلا من الخلف . فى بعض الحشرات يكون نشاط القلب تحت تأثير النشاط العضلى فقط ***myogenic*** ولكن فى معظم الحشرات ، فإن هذا النشاط يكون غير معروف هل هو عضلى أم عصبى ***neurogenic*** . والنشاطات الخارجية أو العرضية للحشرة قد تؤثر فى عدد مرات انقباض القلب ، وذلك عن طريق إفراز هرمون من غدة الكوربس كارديام .

٢٩-١ تركيب الجهاز الدورى Structure

الجهاز الدورى فى الحشرات مفتوح ويشغل الدم تجويف الجسم كله ، والذى يعرف لهذا السبب باسم التجويف الدموى ***haemocoel*** . ودوران الدم يكون أساسا نتيجة للنشاط الانقباضى للوعاء الظهرى الطولى ، والذى يفتح على تجويف الجسم وهذا الوعاء الظهرى يكون عادة واقعا فى تجويف القلب الظهرى ***doarsal pericardial*** ويفصله عن التجويف الحشرى ***perivisceral sinus*** الحجاب الحاجز الظهرى ***darsal diaphragm*** ، وفى بعض الأحيان يكون هناك حجاب حاجز بطنى ***ventral diashragm*** فوق الحبل العصبى البطنى ، وهذا الغشاء أو الحجاب يفصل التجويف العصبى البطنى ***ventral perineural sinus*** عن التجويف الحشوى ، والتجويف العصبى يكون عادة

حجمه صغيرًا بالنسبة لتجويف الجسم ولكن فى الحشرات التابعة لفصيلة *Ichneumonidae* قد يشغل هذا التجويف نصف تجويف الجسم وذلك بسبب إمتداد الاسترنات التى يكون مرتبط بها الغشاء إلى أعلى (كما هو واضح فى شكل ٢٩ ــ ١ ب) .



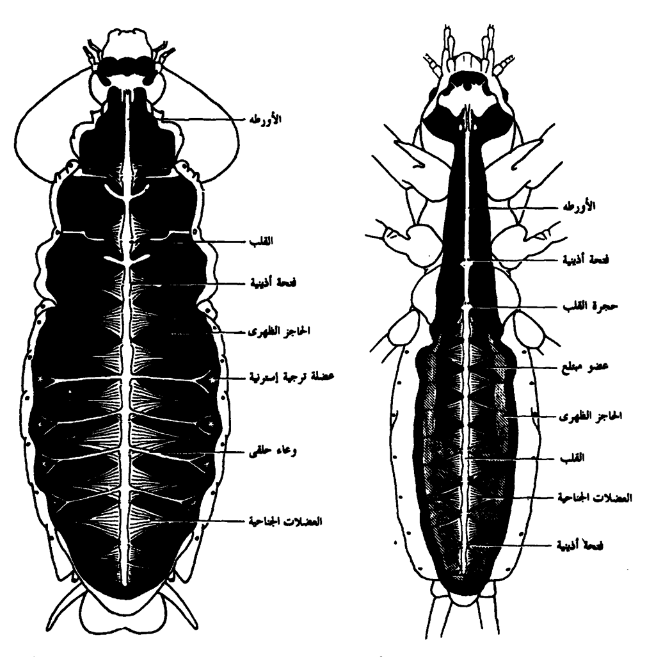
شكل (٢٩-١) قطاع عرضى فى حشرات مختلفة يبين التجويف الدموى وموضع القلب والقناة الهضمية والحبل العصبى .

٢٩-١-١ الوعاء الظهرى

يمر الوعاء الظهرى أسفل الترجات مباشرة عبر الخط الظهرى الوسطى ويمتد بطول معظم الجسم ، وفى مقدمة الجسم ، فإن هذا الوعاء يبتعد عن جدار الجسم الظهرى ويقترب من القناة الهضمية مارًا من أسفل العقدة العصبية المخية *Cerebrial ganglion* فوق المرىء مباشرة . وينقسم الوعاء الظهرى إلى منطقتين : القلب الخلفى ، حيث يكون جدار الوعاء فى هذه المنطقة مثقبا بثقوب تسمح بدخول الدم وفى بعض الأحيان تسمح هذه الثقوب بخروج الدم *(incurrent and excurrent ostia)* . أما الجزء الثانى ، فهو عبارة عن أورطى أمامية ، وهى عبارة عن أنبوبة بسيطة وغير مثقبة ، كما هو واضح فى شكل (٢٩ - ٢) ، (٢٩ - ٣) والوعاء الظهرى يكون مفتوحا من الأمام ومقفلا من الخلف ماعدا فى حوريات رتبة ذباب مايو *Ephemeroptera* ، حيث يكون بها ثلاثة أوعية متشعبة تمتد إلى الخيوط الذنبية *Caudal filaments* من نهاية القلب .

وجدار الوعاء الظهرى فى منطقة القلب والأورطى يكون منقبضا ، ويتكون من صف واحد من الخلايا ، حيث يوجد بها لويفات عضلية *muscle filrils* دائرية أو حلزونية .

وفى الحشرات التابعة لرتبة *Heteroptera* يوجد بها ألياف عضلية طولية *longitudinal musle strands* ، وخاصة حول الأورطى ، الخلايا تكون مرتطة م كلا الجانبين بالغشاء المتجانس *Homogencous memb rane* أما من الخارج فيوجد عادة نسيج ضام . ويوجد كذلك شبكة من القصبات الهوائية غالبا ، وخاصة حول الجزء الخلفى من القلب .



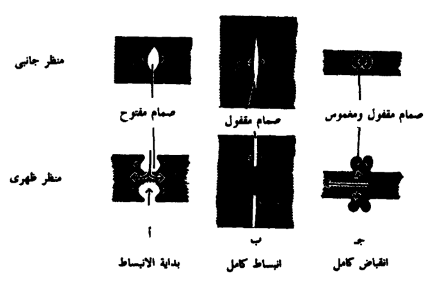
(شكل ٢٩-٢) تشريح بطنى لحشرة **Blaberus** يوضح الأوعية الظهرية والحلقية (الموجودة فى حلقات الجسم) يمتد الحاجز الظهرى والعضلات الجناحية فوق الجدار البطنى للقلب والأوعية ، ولكنه مختزل لزيادة الإيضاح (عن نانتج ١٩٥١) .

(شكل ٢٩-٣) تشريح بطنى للحفار يبين الوعاء الظهرى والأجهزة المبطنة . الحاجز الظهرى يمتد فوق الجدار البطنى للقلب ، ولكنه مختزل فى هذا الرسم لزيادة الإيضاح (عن نانتج ١٩٥١)

القلب Heart : ينحصر وجود القلب غالبا فى منطقة البطن ولكنه قد يمتد إلى الأمام حتى منطقة الصدر الأمامى كما هو الحال فى الصراصير وفرس النبى *(Dictyoptera)* . وفى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة فإن القلب يكون موجودا على هيئة غرف، وذلك نظرا لاتساع المناطق المكيسية *ampullae* عند الأماكن التى تثقب فيها الفتحات

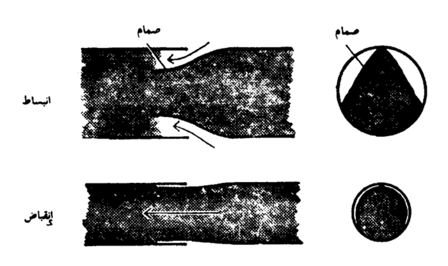
الجانبية *Ostia* جدار القلب ، وتكون الآمبيولات عادة أكثر بروزا فى منطقة الصدر . وفى حوريات الرعاش ويرقات الـ *Tipula* من ثنائية الأجنحة يكون القلب مقسما إلى غرف بواسطة صمامات تكون موجودة أمام كل زوج من الفتحات الجانبية *Ostia* وفى بعض الحشرات الأخرى كما فى يرقات ذباب مايو فإن صمامات الفتحات الجانبية نفسها تستطيل وتتلاقى مع بعضها داخل فراغ القلب ، وقد يكون القلب مرتبطاً بجدار الجسم الظهرى مباشرة أو قد يكون متصلا به عن طريق خيوط مطاطة تسمى الخيوط المعلقة للقلب .

الفتحات الأذينية Incurrent ostia : عبارة عن فتحات رأسية توجد على جانبى جدار القلب ، وقد يوجد ٩ أزواج من هذه الفتحات التى تسمح بدخول الهيموليمف إلى القلب فقط فى منطقة البطن ، وثلاثة أزواج أخرى فى منطقة الصدر ، ويوجد هؤلاء الإثنا عشر زوجا فى رتبة الـ *Dictyoptera* (الصراصير وفرس النبى) ، أما الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة فيوجد بها ٥ أزواج فقط وفى الذباب يوجد به ثلاثة أزواج فقط من هذه الفتحات ، وتحتوى الحشرات التابعة للـ *Mallophaga, Siphunculata, Geocorisae* أيضا على زوجين أو ثلاثة أزواج من الفتحات الفؤادية *ostia* ، كما أن القلب فى هذه الحشرات يكون منحصرا فى منطقة الحلقات الخلفية للبطن . وتنثنى الحافة الأمامية والحافة الخلفية لكل فتحة من هذه الفتحات داخل القلب حيث تكونان معا صماما ، وهذا الصمام يسمح بانسياب الدم إلى داخل القلب أثناء الانبساط ، ولكنه يمنع الدم من الخروج أثناء إنقباض القلب ، والشكل رقم ٢٩ – ٤ يبين طريقة عمل هذه الفتحات ، ففى أثناء انبساط القلب ، فإن الحافات تنفرج عن بعضها بواسطة إندفاع الدم (أ) ، وعندما يكتمل الانبساط ، فإن تلك الحافات تجبر على الاقتراب من بعضها نتيجة لضغط الدم داخل القلب (ب) وتظل مقفلة أثناء عملية الانقباض وعند اقتراب نهاية الانقباض ، فإن الصمام يصبح منبعجًا نتيجة للضغط (جـ) ولكنها تُمنع من الانقلاب الكامل للخارج عن طريق خيط أحادى الخلايا يكون متصل بالقلب



(شكل ٢٩- ٤) صمامات الفتحات الأذينية فى يرقة chatborus فى أوضاع مختلفة من ضربات القلب . المنظر العلوى منظر جانبى والسفلى علوى ، وتشير الأسهم إلى اتجاهات سير الدم (عن وجلزورث ١٩٦٥)

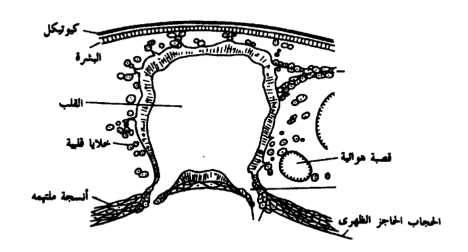
من الداخل . وفى دودة الحرير فإن الحافة الخلفية فقط لكل فتحة جانبية تمتد على شكل مصراع متحرك flap داخل القلب (شكل ٢٩ – ٥) ، وأثناء إنقباض القلب ، فإن هذه المصراع أو اللسان يتم الضغط عليه بواسطة الدم فى اتجاه جدار القلب ، مما يعمل على إغلاق الفتحات الجانبية ومنع خروج الدم منها .



(شكل ٢٩ – ٥) رسم توضيحى يبين صمامات الفتحات الأوينية كما هى موجودة فى دودة القز ، وترى أفقية (إلى اليسار) وعرضية (إلى اليمن) . تبين الأسهم اتجاه سير الدم .

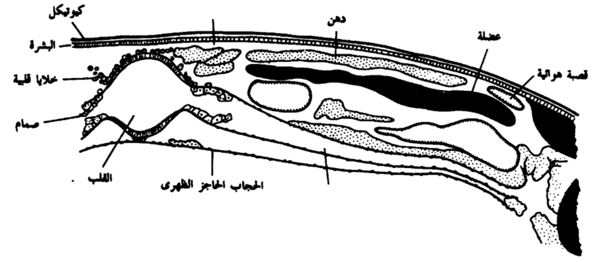
الفتحات الجانبية البطنية (الفتحات الفؤادية) Excurrent ostia : وصف العالم Nutting سنة ١٩٥١ هذه الفتحات فى حشرات مستقيمة الأجنحة ، وكذلك فى الحشرات ذات الذَّنَب ، وهى تكون عادة على هيئة أزواج من الفتحات الجانبية البطنية (الفؤادية) فى جدار القلب وهذه الفتحات لاتحتوى أى صمامات داخلية ، وعدد هذه الفتحات يختلف على حسب النوع ، ولكن فى فوق فصيلة النطاطات Acridoidea يوجد منها زوجان فى الصدر وخمسة أزواج فى البطن ، وكل فتحة محاطة خارجيا بحلمة papilla وهذه الحلمة تتكون من خلايا إسفنجية متعددة الأنوية *multinucleate* ، وعندما ينقبض القلب ، فإن تلك الحلمات تتمدد مؤدية بذلك إلى خروج الدم من القلب أما فى حالة إنبساط القلب ، فإنها تنقبض مما يعمل على منع دخول الدم إلى القلب ، وذلك بعكس النوع السابق من الفتحات الأذينية الخارجية *Incusrrent ostia* .

والفتحات الجانبية البطنية فى الحشرات التابعة لـ *Phasmida* تفتح فى تجويف حول القلب *Pericardial sinus* ولكن فى الحشرات التابعة لفوق رتبة النطاطات فإن الحلمات تخترق الغشاء الظهرى (الحجاب الحاجز الظهرى) مما يؤدى إلى فتح تلك الفتحات الجانبية البطنية فى تجويف حول الأمعاء *Perivisceral sinus* (شكل ٢٩ – ٦) . وفى الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Tettigonioidea* تفتح تلك الفتحات بين طبقتين للحجاب الحاجز الظهرى،وبذلك فإن الدم الذى يخرج من القلب يمر جانبيا قبل أن يدخل فى تجويف الجسم . والحشرات التابعة لكل من الـ *Plecoptera* والـ Embioptera لاتكون تلك الفتحات فيها فى أزواج، بل فى صف واحد من الفتحات .



(شكل ٢٩-٦) قطاع عرضى فى قلب حشرة Taenipoda يبين الفتحات الأوربية التى تصب مباشرة فى التجويف حول الأمعاء

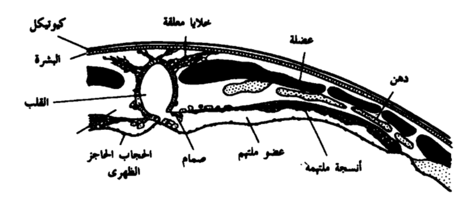
الأوعية الدموية فى الحلقات Segmental vensels : معظم الحشرات التابعة لرتبة الصراصير وفرس النبى لاتحتوى على الفتحات الفؤادية الخارجية *excurrent ostia* والتى تسمح بخروج الدم من القلب، ولكنها تحتوى على أوعية دموية واضحة داخل حلقات الجسم يتم عن طريقها خروج الدم من القلب إلى تجويف الجسم (شكل ٢٩ – ٢) ففى الصراصير يوجد إثنين من هذه الأوعية فى الصدر وأربعة فى البطن أما فى فرس النبى فلا يوجد بها إلا الأربعة أوعية البطنية فقط . وهذه الأوعية تخرج من القلب وتمر بين العضلات الجناحية *aliform muscles* ثم تتفرع عند الأطراف وتختفى بعد ذلك كتشعبات دقيقة فى الجسم الدهنى (شكل ٢٩ – ٧) . وعند منشأ كل وعاء من هذه الأوعية يوجد مجموعة من الحزم الخلوية السائبة *Group of loosely cells packed* والتى تعمل كصمام يسمح بتدفق الدم إلى



(شكل ٢٩-٧) قطاع عرضى فى تجويف حول الأمعاء فى بطن حشرة Blaberus يبين الوعاء الحلقى (نسبة إلى حلقات الجسم) الذى يخرج من القلب ويتصل بالجسم الدهنى إلى أسفل (عن ناتنج ١٩٥١)

خارج القلب فقط . وجدر هذه الأوعية الدموية غير عضلية ولكن هناك إقتراح بأنها قد تنقبض مستقلة عن القلب إن أنه من المحتمل أن كمية العضلات القليلة الموجودة فى الصمام يمكن أن تحدث موجة من الإنقباض والتى تمر خلال الوعاء .

الأعضاء الابتلاعية Phagocytic organs : توجد هذه الأعضاء فى الجزء الأمامى من البطن فى الحشرات التابعة لفوق فصيلتى *Tettigonioidea* و *Grylloidea* ، وهى عبارة عن أكياس مبططة مثلثة الشكل،ولها فتحات يكون وضعها جانبى بطنى بالنسبة للقلب متصلة بصمامات الفتحات الجانبية البطنية،ثم تمتد بعد ذلك بين العضلات الجناحية (شكل ٢٩ – ٣) . وقد يوجد فى الحشرة من ٢ إلى أربعة أزواج من هذه الأعضاء ، ويتكون الجدار البطنى لهذه الأعضاء بواسطة الحجاب الحاجز الظهرى أما جدارها الظهرى فيتكون بواسطة الخلايا الابتلاعية،والتى تكون متعددة الخلايا وتشغل جزءًا من فراغ كل كيس (شكل ٢٩ – ٨) ، وفيما يبدو أن هذه الأعضاء تعمل كمرشحات لفصل الصبغات والأشياء الأخرى من الدم ، كما أنه من المفترض كذلك أن الدم نفسه يتم تنقيته خلال الحجاب الحاجز الظهرى .



(شكل ٢٩–٨) قطاع عرضى فى الفراغ المحيط بالقلب فى بطن حشرة الحفار بين العضو الملتهم والأنسجة الملتهمة . الخلايا المحيطة بالقلب تربط (الخلايا العلقة) أجزاء القلب من الجهة الصدرية

الأورطى Aorta : يقع فى مقدمة القلب كامتداد طبيعى للوعاء الدموى الظهرى ، وهو عبارة عن أنبوبة بسيطة ولاتحتوى على فتحات جانبية *Ostia*،ولكن فى الحشرات التابعة لرتب الرعاشات ومستقيمة الأجنحة والغمدية والحرشفية قد يوجد أغورى *diverticula* يمتد من الأورطى ظهريا،والذى يكون غالبا متصلا بالأعضاء النابضة التى تعمل على ضخ الدم فى الأجنحة . والأورطى فى الحشرات التابعة لمستقيمة الأجنحة تمتد إلى أسفل العقد المخية *cerebral ganglion* كمزراب أو قناة ضيقة مفتوحة عند نهايته ، أما فى مجاميع الحشرات الأخرى،فإن نهاية الأورطى لاتكون مستدقة ولكن تنتهى نهاية مبتورة (فجائية) إما فى داخل فراغ الجسم أو فى التجويف الموجود أسفل المخ كما هو الحال فى بقة الرودنيس *Rhodnius* ، وفى دودة الحرير،فإن الأورطى يتسع على شكل كيس فى مقدمة المخ،ثم يتفرع منها أوعية إلى كل من الفكوك وقرون الاستشعار والعيون .

٢٩-١-٢ العضلات الجناحية والحاجز الظهرى

تكون العضلات الجناحية أو المروحية مرتبطة عن قرب بالقلب وهذه العضلات تمتد من أحد جوانب الجسم إلى الجانب الآخر أسفل القلب مباشرة . وهى تمتد على شكل مروحة وتكون متصلة بالترجات من الناحية الضيقة على جانبى الجسم وتلتقى عضلات كل جانب فى منطقة واسعة فى الوسط (شكل ٢٩ - ٢ ، ٢٩ - ٣) ، ولكن فى بعض الحالات كما هو الحال فى النطاطات،فإن هذه العضلات تكون عريضة كذلك فى منطقة المنشأ (أى فى منطقة اتصالها بالترجات) . وفى معظم حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة على الأقل يكون الجزء الطرفى قرب نقطة المنشأ فقط منقبضا أما بقية الجزء الأكبر من العضلة،والذى يتكون من جرم من النسيج الضام،والذى يتفرع فيكون خاملا ، وبعض ألياف النسيج الضام تكون صغيرة أو شبكة تمتد إلى جدار القلب ، ولكن فى بعض الحشرات كما هو الحال فى يرقات ثنائية الأجنحة،فإن العضلات الجناحية تكون متصلة اتصالا مباشرا بجدار القلب بدلا من أن تلتقى أسفله ، وقد تحتوى حشرات مستقيمة الأجنحة على عشرة أزواج من العضلات الجناحية فى البطن وزوجين فى الصدر ولكن فى بعض الحشرات الأخرى يكون عددها أقل من ذلك،ففصيلة *Geocorisae* على سبيل المثال تحتوى حشراتها على ٤ - ٧ أزواج من هذه العضلات .

والعضلات الجناحية تعمل كجزء متمم للحجاب الظهرى،والذى ينتشر بينها كغشاء مثقب من النسيج الضام *fenestrated connective tissue mem.* ، والحجاب الحاجز الظهرى عادة يكون غير كامل من الجوانب مما يستتبعه أن تجويف حول القلب قد يكون متصلا بتجويف حول الأمعاء فى هذه الأماكن . والحدود الجانبية لهذا الحجاب غالبا تكون غير محددة،ويمكن تمييزها بواسطة العضلات أو القصبات الهوائية أو منشأ العضلات الجناحية .

٢٩-١-٣ الحاجز السفلى

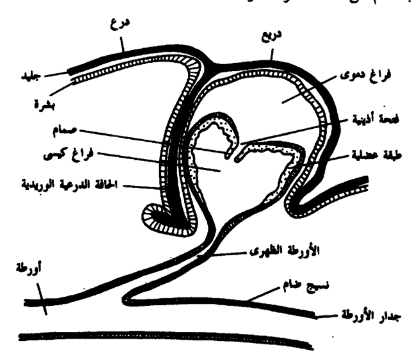
هو عبارة عن حجاب حاجز أفقى يقع فوق الحبل العصبى مباشرة ويفصل التجويف حول العصبى عن التجويف حول المعوى (شكل ٢٩ - ١) ، ويوجد هذا الغشاء فى كل من الحشرات الكاملة واليرقات فى حشرات الرعاشات ومستقيمة الأجنحة وثنائية الأجنحة،وشبكية الأجنحة ولكنه يتواجد فقط فى الحشرات الكاملة لـ *Mecoptera* والحشرات الأقل تطورا التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ، ولايوجد الحجاب البطنى فى الحشرات التابعة للرتب الأخرى ماعدا فى رتبة حرشفية الأجنحة،وهو فى هذه الرتبة يكون غير عادى؛حيث يكون الحبل العصبى البطنى مرتبطا بسطحه البطنى عن طريق نسيج ضام كما هو مبين بشكل (٢٩ - ١ جـ) . والحجاب الحاجز البطنى يكون متصل بالاسترنات فى كلا جانبى الجسم،وعادة مايكون هذا الاتصال عند نقطة واحدة فى كل استرنة مما ينتج عنه وجود فجوات كبيرة بطول حافتى الحجاب الحاجز يكون عندها كل من التجويفين الحول معوى والحول عصبى متصلين ببعضهما ، ولكن فى رتبة حرشفية الأجنحة يكون هناك أكثر من نقطة اتصال بين الحجاب الحاجز والاسترنة الواحدة .

والحجاب الحاجز البطنى يكون وجوده مقتصراً على البطن فقط فى العديد من رتب الحشرات،ولكن فى رتبة مستقيمة الأجنحة فإنه يوجد كذلك فى منطقة الصدر ، وهو لايمتد خلفيا إلى خلف النهاية الخلفية للحبل العصبى البطنى .

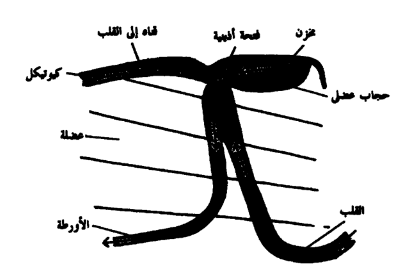
ويختلف تركيب الحجاب الحاجز البطني ، فعلى سبيل المثال فإنه يكون رقيقاً ويحتوى على كمية قليلة من العضلات،أو لايحتوى على عضلات فى صدر النطاطات .

٢٩-١-٤ الأعضاء النابضة المساعدة

بالإضافة إلى الوعاء الظهرى فغالبا مايوجد أعضاء نابضة أخرى تكون مرتبطة بالتجويف الدموى وهذه الأعضاء وظيفتها المحافظة على ضخ الدم ودورانه فى أطراف الحشرة ، ففى الصدر الأوسط وفى بعض الأحيان فى الصدر الخلفى يوجد عضو نابض مسئول عن دوران الدم خلال الأجنحة ، وتتصل عروق *Veins* الجزء الخلفى للجناح بفراغ دموى أسفل الترجة عن طريق حبل إبطى ، ففى الرعاشات *Odonata* فإن الفراغ الدموى يفتح عن طريق فتحة طرفية *terminal ostium* خلال الفراغ الكيسى *ampulla*،والذى يوجد فى نهاية الجزء الأعورى من الأورطى الظهرى *dorsal diverticulum of the aorta* كما هو مبين بشكل (٢٩ - ٩) . وانقباض هذه الفراغات الكيسية يعمل على دفع الدم فى الوعاء الظهرى ، وعند انبساطها فإن الفتحة الطرفية *Ostium* تنفتح،وبالتالى ينسحب الدم من الفراغ الدموى الموجود أسفل الترجات وبطريق غير مباشر بسحب الدم الموجود فى الأجنحة ، وفى العديد من الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة يكون الوعاء الدموى الظهرى بها مثبتًا فى السطح الظهرى للصدر على شكل عقدة،مكوناً بذلك مايسمى بالعضو النابض (شكل ٢٩ - ١٠) ، وفى هذه الحالة يكون الفراغ الدموى *reseruoir* منفصلا عن الترجات بواسطة غشاء عضلى ويرتبط هذا الفراغ الدموى بالقلب عن طريق زوج من الفتحات تكون موجودة فى قمة العقدة . وفى أثناء الإنبساط يمر الدم إلى القلب من الفراغ الدموى بينما فى أثناء الإنقباض يتم ضخ الدم إلى الأمام فى طريقه الطبيعى وفى نفس الوقت،فإن الحاجز العضلى *muscular diaphragm* يهبط مما يعمل على سحب الدم من الأجنحة والصدر .



(شكل ٢٩-٩) قطاع طولى فى الصدر الأوسط لحشرة Anax يبين العضو النابض (عن ويدون ١٩٥٨) .



(شكل ٢٩-١٠) قطاع طولى فى الصدر الأوسط لدودة القز بين الحلقة الظهرية للقلب التى تعتبر عضوا نابضا (عن جيرولد ١٩٣٨)

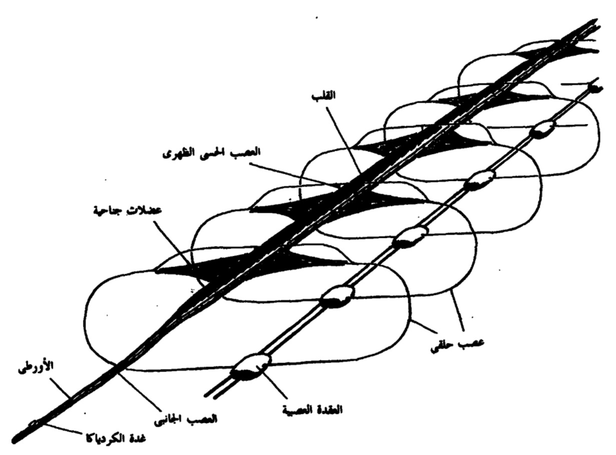
وغالبا ماتعمل الأغشية النابضة الموجودة فى التعريقات الموجودة فى الأجنحة للمساعدة على دوران الدم خلالها ، فعلى سبيل المثال يوجد أربعة من هذه الأغشية النابضة فى كل جناح من أجنحة حشرة الدروسوفيلا *Drosophila* وذلك فى التعرقات التى توصل إلى مركز الجناح وغشاء واحد يوجد فى عرق يوصل إلى خارج الجناح ، وتركيب هذه الأجنحة ، وكذا طريقة عملها لم يتم التعرف عليها ، ولكن ربما يكون نشاطها معتمدًا على نشاط العضو النابض الصدرى .

وتحتوى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة وربما العديد من الحشرات على فراغات كيسيه صغيرة موجودة عند قاعدة كل قرن إستشعار وهذه الفراغات الكيسية تكون متصلة بفراغ الجسم عن طريق فتحة ذات صمام وتمتد كوعاء دموى داخل قرن الاستشعار ، وعندما تتحدد الفراغات الكيسية يندفع الدم إلى داخلها من (التجويف الدموى) بينما عند إنقباض هذه الفراغات الكيسيه عبر الدم يجبر على الاندفاع إلى قرون الاستشعار . وتوجد أعضاء نابضة أخرى فى أرجل الحشرات التابعة لرتبة مختلفة الأجنحة *Heteroptera* .

٢٩-١-٥ الأعصاب المتصلة بالقلب

فى بعض الحشرات كما هو الحال فى بعوضة الأنوفيليس يكون القلب خاليا من أى إتصال عصبى على الرغم من وجود أعصاب فى حلقات البطن تكون متصلة بالعضلات الجناحية ، ومن جهة أخرى فإن القلب فى حشرة الصرصور يكون مزوداً بأعصاب من ثلاثة مصادر،وهى أعصاب قادمة من غدة الكوربورا كاردياكم وأعصاب قادمة من العقد العصبية *Segmental nerves*والتى تتحد مع بعضها مكونة عصب طولى على كل جانب من جانبى القلب والذى يخرج من تفرعات عصبية إلى جدار القلب والعضلات الجناحية . وبالاضافة إلى ذلك قد توجد ألياف حسية تخرج من القلب وتربط بين الأعصاب الحسية وجدار الجسم الظهرى (شكل ٢٩ - ١١) .

وبخلاف هذين النمطين الرئيسيين للإتصال العصبى بالقلب توجد درجات وسطية مختلفة من الاتصال العصبى ، فحشرة الدخان *Prodenia* على سبيل المثال يوجد بها فقط الأعصاب الحلقية وفى صرصور المطبخ، وربما فى معظم الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة يوجد بها خلايا عصبية متفرقة تعرف باسم الخلايا العقدية *ganglion cells* وهى توجد بجوار عصب القلب الجانبى ولكن هذه الخلايا لاتوجد دائما فى الحشرات الأخرى .



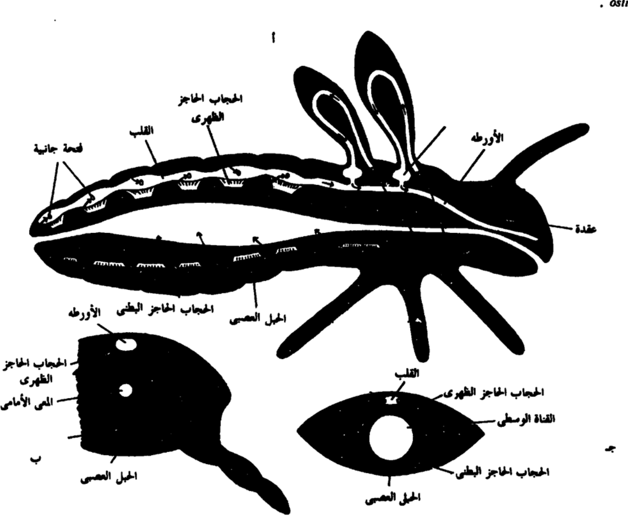
(شكل ٢٩-١١) رسم توضيحى يبين تعصيب القلب فى حشرة مثل الصرصور الأمريكى ذات التعصيب الكامل النمو

٢٩-٢ الدورة الدموية Circulation

٢٩-٢-١ خط سير الدورة الدموية

فى الأحوال العادية يتم ضخ الدم إلى الأمام خلال القلب أثناء الانقباض.وهذا الدم يمر إلى خارج القلب عن طريق الفتحات الجانبية البطنية *excurrent ostia*، وكذلك عن طريق الأورطى الموجود أمام القلب (شكل ٢٩-١٢) ، والصمامات الموجودة فى الفتحات الأذينية *incurrent* تمنع خروج الدم من هذه الفتحات أثناء الانقباض ، والدم المدفوع أماميا بواسطة القلب يعمل على زيادة ضغط الدم فى الجزء الأمامى من تجويف حول

القلب وعلى ذلك فإن الدم فى هذا التجويف يميل إلى أن يتجه إلى الخلف،ثم يمر الدم إلى أسفل متجها إلى التجويف العصبى البطنى حيث يتم إثارة الدم عن طريق حركات الحاجز البطنى،مما يساعد على إمداد الجهاز العصبى بالدم . وعادة مايكون الحاجز الظهرى محدب لأعلى وانقباض العضلات الجناحية يعمل على تقليل هذا التحدب ويجعله مفلطحا ، وهذا التفلطح يزيد من حجم تجويف حول القلب أثناء تمدد التجويف الحشوى،مما يعمل على مرور الدم لأعلى فى تجويف حول القلب،ثم بعد ذلك يدخل الدم إلى القلب أثناء الانبساط خلال الفتحات الأذينية *Incurrent ostia* .

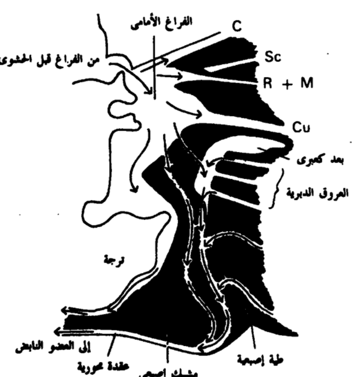


(شكل ٢٩-١٢) رسم توضيحى يبين دورة الدم فى حشرة ذات جهاز دورى كامل النمو . تشير الأسهم إلى اتجاه سير الدم أ - قطاع طولى ب - قطاع عرضى فى الصدر جـ - قطاع عرضى فى البطن (عن وجلزوورث ١٩٦٥)

وهناك العديد من الحشرات التى عرفت فيها دورة الدم خلال الأجنحة،وذلك على الرغم من أن دوران الدم فى الأجنحة لايحدث فى بعضها إلا فى الحشرات البالغة الحديثة . وعادة ما يمر الدم فى الأحوال الطبيعية عبر التعرقات الأمامية ثم إلى الخلف عبر التعرقات العرضية والفراغات الصغيرة بين الأنسجة Smaller tissues ثم يعود الدم بعد ذلك

إلى الجسم عبر التعرقات الخلفية والحبل المحورى *axillary cord* وتعمل تغيرات الضغط على تحوير دورة الدم خلال الأجنحة وذلك عن طريق ضخ الدم فى الفراغات التى كانت خالية أو راكدة من قبل؛ولكن خط سير الدورة يظل كما هو ، وعلى أى حال إذا كانت التغيرات فى ضغط الدم فى الصدر بدرجة ملحوظة،فإن اتجاه خط سير الدم عبر العروق ربما ينعكس وخاصة فى التعرقات الأمامية .

ويتم توجيه انسياب الدم عند قاعدة الأجنحة عن طريق التحام الأغشية المفصلية الظهرية والبطنية حيث يكون الفراغ المحصور بينها صغيرا بدرجة كبيرة ، ففى الأمام تكون الأغشية بعيدة بعضها عن بعض،وذلك لوجود الصلبيات المحورية *axillory sclerites* مما يجعلها تحتفظ بفراغ يُسمى الفراغ الأمامى (شكل ٢٩-١٣)،والذى يكون متصلا من الجزء الأمامى بالتجويف الحشوى ، وإلى الخلف من الصلبيات المحورية،فإن الأغشية تلتحم مع بعضها ماعدا وجود بعض القنوات الصغيرة الغير منتظمة ولذلك فإن الدم الموجود فى الفراغ الأمامى يتجه إلى الخلف،ثم إلى الفراغ الحشوى أو إلى الخارج عبر العروق الأمامية . أما فى الخلف،فإن العروق الشرجية *anal veins* تكون متصلة بالحبل المحورى *axillary cord* عن طريق قنوات تكون موجودة بين الغشائين المتحدين ومن هنا فإنها تكون متصلة بالعضو النابض الموجود فى الصدر ، وبهذه الطريقة فإن الدورة الدموية الطبيعية فى الأجنحة تتم المحافظة عليها ، وذلك على الرغم من أن انقباضات العضو النابض فى بعوضة الأنوفيليس يكون غير منتظم إلى حد كبير ، ودوران الدم خلال الأجنحة عندما تكون مطوية يقل إلى حد كبير وذلك بسبب إنسداد القنوات الموجودة فى الغشاء المفصلى . وفى حالة عدم دوران فى الأجنحة فإن القصبات الهوائية لحشرات الصراصير *Blattela* تنهار،ويصبح تركيب الجناح جافاً وهشاً .



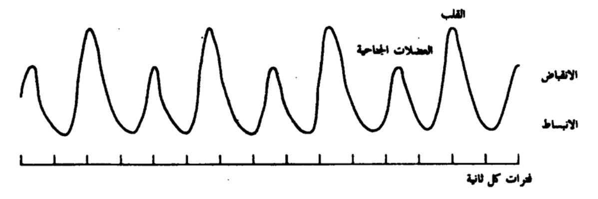
(شكل ٢٩-١٣) رسم توضيحى يمثل الدورة فى قاعدة الجناح الأمامى للصرصور . المساحة التى يثبت فيها غشائى الجناح ملوّنة باللون الأسود . توجد قنوات واضحة بين الغشائين .

وتضخ الأعضاء النابضة الدم كذلك إلى قرون الاستشعار وفى رتبة مختلفة الأجنحة *Heteroptera*، فإنها تعمل على سحب الدم من الأرجل . وفى معظم الحشرات،فإن تجويف الأرجل يكون مقسما إلى قسمين (قناة أمامية وقناة خلفية) وذلك بواسطة حاجز طولى ، والدم يمر لأسفل القناة الخلفية من التجويف العصبى،ثم لأعلى القناة الأمامية لى الفراغ الموجود بين عضلات الجناح فى التجويف الحشوى ، ومن المعتقد أن اختلاف الضغط بين هذين لتجويفين هو الذى يحافظ على اتجاه انسياب الدم .

وتتأثر الدورة الدموية بطريقة غير منتظمة بواسطة حركات القناة الهضمية،وكذلك بواسطة حركات التنفس ، كما أنه وجد أن أى نشاط يعمل على حدوث اختلافات فى الضغط فى الأجزاء المختلفة من جسم الحشرة يؤثر فى لدورة الدموية .

٢٩-٢-٢ ضربات القلب

ينشأ إنقباض القلب من إنقباض العضلات الموجودة فى جدار القلب والتى تبدأ من الخلف،ثم تنتشر إلى الأمام على شكل موجة ، أما الانبساط،وهو مرحلة الاسترخاء،فيكون نتيجة لاسترخاء العضلات،وذلك بمساعدة الخيوط لمطاطة التى تدعم القلب وفى بعض الحالات يكون ذلك عن طريق انقباض العضلات الجناحية،حيث تكون تلك لعضلات متصلة بجدار القلب بطريقة مباشرة،أو أنها تكون متصلة به بطريقة غير مباشرة عن طريق نسيج ضام ، انقباض العضلات الجناحية يتم أثناء طور الاسترخاء فى القلب (شكل ٢٩ - ١٤)،وذلك على الرغم من أن هذا الانقباض قد لايكون متمشيا بالضبط مع انبساط القلب . وبعد انبساط أو استرخاء القلب توجد مرحلة ثالثة فى دورة القلب تعرف بمرحلة التمدد Diostaris ، حيث يظل القلب فيها فى وضع منبسط . وزيادة معدل ضربات القلب يتسبب عن اختزال فترة الراحة .



(شكل ٢٩-١٤) رسم ميكانيكى يبين تغير الانقباض فى كل من القلب والعضلات الجناحية فى يرقات حشرة الـ Cossus cossus .

هذا دليل على تمدد القلب بصورة طفيفة قبل عملية الانقباض . وهذا الانخفاض يعرف باسم علامة ما قبل لانقباض *Presystolic notch*،وربما يكون مرجعه إلى زيادة فى الضغط الهيدروستاتيكى داخل القلب،وذلك تبعاً لأن لانقباض يبدأ من غرف القلب الموجودة فى الخلف .

الفصل الثلاثون

الهيموليمف

THE HAEMOLYMPH

يتكون دم الحشرات أو الهيموليمف من سائل بلازمى تنتشر فيه خلايا ذات أنوية ، ويتواجد فى الهيموليمف عدة أنواع مختلفة من الخلايا والتى يختلف عددها اختلافا ملحوظا،وقد يكون منشأ هذا الاختلاف راجعًا إلى تغير حقيقى فى أعداد الخلايا الموجودة،ولكن فى بعض الأحيان الأخرى قد يرجع هذا الاختلاف إلى أن تلك الخلايا تلتصق بأعداد كبيرة بالأنسجة المختلفة . ووظيفة هذه الخلايا قد تكون ابتلاعية،وكذلك إلتئام الجروح،وربما التخزين وكذلك بعض عمليات التمثيل الغذائى الوسطية .

وقد يكون لخلايا الدم دور فى تكوين الأنسجة الضامة،ولكن فى حالات عديدة نجد أن النسيج الضام يتكون من خلايا من أنسجة أخرى . ووظيفة هذه الأنسجة الضامة هو تدعيم وربط الأنسجة مع بعضها وفى هذا المجال،فإن الجهاز القصبى (القصبات الهوائية) ربما يلعب دوراً مهما فى هذه العملية . ومن المحتمل أيضا أن بعض هذه الأنسجة الضامة تعمل على توصيل الإفرازات من مكان إفرازها إلى المكان الذى تؤثر فيه .

وقد يختلف الدم فى المراحل المختلفة من دورة الحياة وذلك تبعا للحالة الفسيولوجية للحشرة . ويحتوى السائل البلازمى على أيونات غير عضوية،وربما كان الصوديوم والكلوريد من أهمها،ولكن الحشرات تختلف عن الحيوانات الأخرى فى أن الأيونات الأخرى ربما تكون موجودة فى دمها بتركيزات عالية عن أيونى الصوديوم والكلوريد . وتتواجد المواد العضوية فى البلازما ففى الحشرات الراقية نجد أن الأحماض الأمينية تساهم مساهمة واضحة فى التركيز الأسموزى الكلى للهيموليمف . وتكون البروتينات موجودة كذلك،ويختلف تركيزها فى الهيموليمف تبعا لاختلاف طور الحشرة وعمرها .

وسائل البلازما يعتبر مبدئيا كوسيلة لتوصيل المواد إلى أعضاء الجسم المختلفة،ولو أنه قد يلعب دوراً أقل أهمية فى عملية التنفس ، كما أنه يعمل كمخزن لبعض المواد كالسكريات والبروتينات ، بينما الماء الموجود به يكون احتياطى للمحافظة على سوائل الأنسجة . والضغط الهيدروستاتيكى للهيموليمف له أهمية كبيرة فى حركة اليرقات الرخوة وكذلك فى التمدد بعد الانسلاخ وبعض العمليات الأخرى .

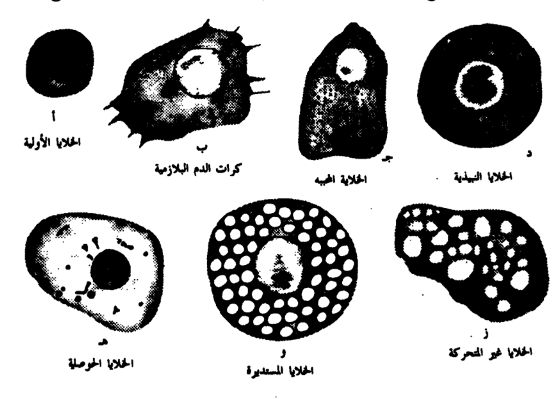
وقد درس تركيب ووظيفة خلايا الدم بواسطة جونس سنة ١٩٦٢ ، سنة ١٩٦٤ وويجليزوورث سنة ١٩٥٩ رد فعل خلايا الدم تجاه الطفيليات،وكذلك تجلطة فقد درس بواسطة العالم سالت سنة ١٩٦٣ ، سنة ١٩٦٨ العالم بيرد سنة ١٩٥٠ والعالم جريجورى سنة ١٩٥١ ، ١٩٦٤ . والتركيب الكيماوى للبلازما ووظائفها الحيوية رس بواسطة العالم بوخ سنه ١٩٥٣ وفلوركين وجيونبوكس سنة ١٩٦٤،وسيوتكليف سنة ١٩٦٣،وورايات سنة ١٩٦١ . ووظائف الدم عموما تمت دراستها بواسطة العالم ميلليابنى سنة ١٩٣٩ ، بينما العالم أشور ست سنة ١٩٦٨ درس تركيب ووظيفة الأنسجة الضامة فى الحشرات .

٣٠-١ خلايا الدم Haemocytes

يدور الدم أو الهيموليمف خلال تجويف الجسم بين الأنسجة المختلفة ويتخللها مباشرة،وهو يتكون من السائل بلازمى الذى تنتشر فيه خلايا الدم .

٣-١-١ أنواع خلايا الدم

لقد تم وصف أنواع عديدة مختلفة من خلايا الدم ولكن من الصعوبة بمكان عمل تقسيم شامل أو تحديد شامل لخلايا الدم ، وذلك لأن النوع الواحد من الخلايا تكون له أشكال مختلفة باختلاف الظروف التى توجد فيها الحشرة كذلك تبعا لاختلاف الطرق والتكتيكات التى أستخدمت فى دراسة هذه الخلايا . وقد تعرف العالم جونس سنة ١٩٦ ، ١٩٦٤ على ٤ أنواع رئيسية من الخلايا فى معظم الحشرات التى درسها،وهذه الأنواع هى :



(شكل ٣٠ - ١) رسم توضيحى يبين الأنواع المختلفة من خلايا الدم .

الخلايا الأولية Prohaemo cytes : وهى الخلايا صغيرة ومستديرة وتحتوى على نواة كبيرة نسبيا، والسيتوبلازم يصبغ بصبغة قاعدية *besophilic* ، وهذه الخلايا تنقسم على فترات متعددة لتكون الأنواع الأخرى من خلايا الدم .

كرات الدم البلازمية Plasmatocytes : وهى النوع الغالب فى الدم، ولها أشكال مختلفة وهذا النوع من الخلايا ابتلاعى والسيتوبلازم محب للصنعة القاعدية .

الخلايا المحببة Granular haemocytec : وهى أيضا خلايا إبتلاعية، ولكنها تتميز باحتوائها على حبيبات تصبغ بصبغة حامضية فى السيتوبلازم .

الخلايا الحوصلية Cystocytes أو خلايا التجلط : وهى تتميز باحتوائها على نواة صغيرة محددة وسيتوبلازم شفاف يحتوى على حبيبات صغيرة مبعثرة فيه لونها أسود . بينما الأنواع الأخرى من الخلايا تحتوى على أنوية أكبر حجما والسيتوبلازم يكون لونه غامقاً وربما تكون الخلايا الحوصلية Cytocytes نوعًا خاصًا من الخلايا الحبيبية .

بالإضافة إلى ذلك توجد أنواع أخرى من خلايا الدم فى أنواع معينة من الحشرات . ومن أبرز هذه الأنواع الخلايا النبيذيه *Oenocy toid* والخلايا المستديرة *spherule* وكذلك الخلايا غير المتحركة *adiophaemocytes* ويتواجد النوع الأول من هذه الخلايا فى الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة وحرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة وكذلك رتبة مختلفة الأجنحة *Heteroptera* . وهذا النوع من الخلايا كبيرة الجسم وسميكة تصبغ بصبغة قاعدية وتحتوى على مجموعة كبيرة من الحبيبات . أما النوع الثانى الخلايا الكروية *(Spherule cells)* فتوجد فى الحشرات التابعة لرتبتى حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة وهى مستديرة أو بيضاوية الشكل ومحتوياتها محبة للصبغ الحامضى . أما النوع الثالث وهى الخلايا غير المتحركة *Adiphahame*؟فتوجد فى جميع الحشرات التى درست من رتبتى حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة وكذلك فى بعض الأنواع الأخلاى التى تنتمى إلى رتب مختلفة .

وليس من الواضح ما إذا كانت الأنواع المختلفة من خلايا الدم تمثل مراحل مختلفة لتطور الخلية الدموية ولكنه ربما يبدو أن معظم هذه الخلايا مشتقة من الخلايا الأمية وهى الخلايا الأولية *Prohaemocytes* .

٣٠-١-٢ منشأ خلايا الدم

تنشأ خلايا الدم فى الحشرات من الطبقة الجنينيه الوسطى (الميزودرم) فى بعض أنواع الحشرات فانه فيما بعد لاتتكون خلايا دموية جديدة فى مرحلة مابعد النمو الجنينى إلا عن طريق الانقسام فى الخلايا الامية الموجودة أصلا . وحدوث الانقسام الميتوزى (الأنقسام غير المباشر) ربما يختلف تبعا لمرحلة التطور، ومن أجل ذلك فإن عدد خلايا الدم الموجودة ربما تكون متغيرة أيضا . وعلى أى حال فإن يرقات رتبة حرشفية الأجنحة واليرقات التابعة لبعض المجاميع الأخرى فإنه يوجد بها عضو يكون مسئولا عن تخليق خلايا الدم *Haemopoietic organ* . وفى اليرقات فإن أربعة من هذه الأعضاء تكون موجودة خلف الثغر التنفسى الموجود على الصدر الأمامى وكل واحد منها يتكون من كتلة من الخلايا المستديرة مرتبطة مع بعضها بواسطة نسيج شبكى يمر بين الخلايا وتكون على شكل كبسولة . وتكون هذه الخلايا عبارة عن عضو واضح، وليست عبارة عن مجرد مجموعة من الخلايا ولها جهاز قصبى (قصبات هوائية) محددة مرتبطة بها . والأعضاء المكونة لخلايا الدم تكون كبيرة فى الأعمار اليرقية الأولى، والتى تتميز بانقسام

لايا‌ها المتكررة وبمجرد وصول اليرقة إلى الطور الثالث فإنه يمكن تمييز جميع أنواع خلايا الدم فيها،حيث تكون املة التكشف فى هذا العضو ، ولكن هذه الخلايا المتكشفة تمر خلال جيوب معينة فى الكبسولة المحتوية على مضو وفى مرحلة الطور العذرى فإن هذه الأعضاء تتلاشى وتُفرز كميات كبيرة من الخلايا فى دم الحشرة .

ولقد اكتشفت أعضاء مشابهة للأعضاء السابقة فى يرقات الذبابة من جنس *Musca* ولكنها كانت بدون كبسولة لددة ، وعموما فإنه يبدو كحقيقة واضحة أن الأعضاء المكونة لخلايا الدم تفرز خلاياها أثناء عملية التشكل فى لحشرات،بينما يكون ليس هناك خلايا إطلاقا أو عدد قليل من خلايا الدم موجودة فعلا فى الدورة الدموية ، هذه لايا الموجودة قبل تحلل الأعضاء المفرزة للخلايا الدموية ربما تكون وظيفتها المساعدة فى عملية التحلل التى تحدث ، هذا الوقت . وفى حشرات جنس *Calliphora* نجد إستثناء لهذه القاعدة حيث أن الأنواع التابعة لهذا الجنس يتم راز خلايا الدم من الأعضاء المكونة لها فى العمر اليرقى الثانى . والأعضاء المكونة لخلايا الدم لم يتعرف عليها أو لم كتشف فى الحشرات الكاملة .

٣-١-٣ أعداد خلايا الدم

أعداد خلايا الدم الموجودة فى الدم تتذبذب بدرجات كبيرة أثناء فترات قصيرة من الزمن،وذلك لأن عادة ست كل الخلايا حرة فى الدورة فكثير من تلك الخلايا تلتصق على أسطح الأنسجة فى تجويف الجسم،ولكنها تظهر ، الدورة الدموية فى أوقات معينة فقط . وعدد كرات الدم فى وحدة الحجم الدم يتأثر كثيرا بالتغيرات فى حجم دم،ولكن هناك تغيرات ملحوظة فى العدد الكلى لخلايا الدم معروفة الحدوث ، فبعض الحشرات مثل يرقات ذباب وحشرة الهاموش *Chironomus Plumosa* عادة لاتكون فيها خلايا دم حرة تمر فى فراغ الجسم،بينما فى البعض آخر مثل الصراصير فإنها ربما يكون هناك فى دمها عدة ملايين من خلايا الدم الحرة .

وعموما فإن عدد خلايا الدم الحرة يزداد قبل عملية الانسلاخ،ثم يتناقص مرة ثانية بعد حدوث تلك العملية . فى ذباب اللحم *Sarcophaga* فإن عدد خلايا الدم يزداد من ٨٠٠٠/مم٣ فى اليرقة إلى ٤٣٠٠٠/مم٣ قبل عملية التعذير باشرة،وذلك ربما بعد عملية تحرر الخلايا من الأعضاء الدموية ، وفى الفترات الأولى لتكون العذراء يقل العدد إلى ١٢٠٠٠ /مم٣ وربما يرجع ذلك إلى أن عديدًا من الخلايا يلتصق بالأعضاء الموجودة فى مسارها (جونس ١٩٥٠) . هذه التغيرات فى الأعداد يرجع أساسها إلى التغير فى الخلايا المحببة **granular haemacytes** ، حيث إن عداداً قليلة جداً منها تكون موجودة فى بداية العمر اليرقى الأخير .

وحدوث تغيرات تكشفية فى أنواع خلايا الدم عملية شائعة الحدوث .

ففى جنس *Sialis* تظهر خلايا الدم المحببة فى بداية العمر اليرقى الأخير ثم تصل إلى قمة أعدادها ثم تختفى مرة ثانية بل التعذير (سيلمان ١٩٦٢) وقد وجد أن الخلايا غير المتحركة فى جنس *Prodenia* والخلايا النبيذية فى جنس *Sarco phag* تسلك مسلكا مشابهاً للخلايا المحببة (ياجير سنة ١٩٥٤ ، ينيل سنة ١٩٤٧ على التوالى) . وفى جنس *Prod eni* فإن نوع خلايا الدم السائد فى العدد يختلف باختلاف العمر فى الحشرة . وفى الحشرات كاملة التطور عموما فإن أعداداً كبيرة من خلايا الدم يتم تكسيرها أثناء التعذير ثم بعد ذلك يتم تكوين خلايا جديدة بدلا منها فى لطور البالغ عن طريق إنقسام الخلايا الأولية *Prohaemocytes* .

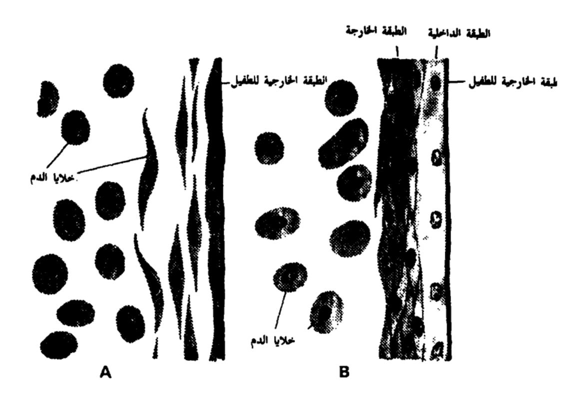
٣٠-١-٤ عملية الإبتلاع

إن الوظيفة الأساسية لخلايا الدم هى عملية الإبتلاع للأشياء الغريبة والكائنات الدقيقة وبقايا الأنسجة . وهناك العديد من أنواع خلايا الدم لها القدرة على إحداث عملية الابتلاع،ولكنه ربما تكون الخلايا من النوع البلازمى هي الأكثر أهمية فى هذا المجال ، وحقن الكائنات الدقيقة فى الحشرات بسبب زيادة أعداد خلايا الدم *plasmatocytes* الحرة فى بعض الأحيان وهذه العملية تؤدى إلى تكوين درجة معينة من المناعة غير المتخصصة فى الحشرة المحقونة . وفى العوائل الطبيعية فإن عملية الابتلاع لكل من الحيوانات الأولية والفطر الممرض لاتتم بنجاح،ولكن هذه الكائنات نادرا ماتقاوم فى العوائل غير العادية . ورد الفعل تجاه البكتريا يعتمد على حالة كل من الطفيل والعائل فوجود أى عامل معاكس للحشرة يؤدى إلى نجاح الطفيل فى إصابته للعائل،وربما يبدو وعموما أن السائل البلازمى له أهمية تفوق خلايا الدم فى مقاومة البكتريا .

وزيادة أعداد خلايا الدم الإبتلاعية أثناء عملية التشكل ربما تكون مرتبطة بعملية الابتلاع لنواتج هدم الأنسجة ولكن هذا ليس هو دائما حقيقة أو قاعدة،حيث نجد أن فى جنس الـ *Rhodnius* على سبيل المثال،فإن عملية الابتلاع لاتحدث فى هذا الوقت . والمواد المبتلعة ربما يتم هضمها فى الخلية أو يتم تكوين حويصلة من خلايا الدم الابتلاعية حول الخلية المبتلعة . وفى بعض الحشرات،فإن خلايا الدم الابتلاعية تتجمع مع بعضها لتكون عضو إبتلاعى واضح ومحدد .

٣٠-١-٥ التحوصل أو الكبسلة

يحدث لها مايسمى بالكبسلة للأشياء الكبيرة فى الحجم مثل الطفيليات متعددة الخلايا،والتى تكون أكبر من أن تبتع ، حيث تتجمع خلايا الدم حول الطفيل وتصبح مبططة،ثم تلتصق هذه الخلايا بصورة أكبر مع سطح الجسم الخارجى للطفيل،وبهذا تكون حوصلة لينة،ثم تبدأ فى التماسك وتتقوى،كما فى شكل ٣٠ - ٢ (سالت ١٩٦٣) . وبعد عدة ساعات أو عدة أيام اعتماداً على نوع العائل فإن الحوصلة تتكشف إلى طبقتين واضحتين ، الطبقة الخارجية تتكون من خلايا نصف شفافة مبططة،والتى مازالت محتفظة بعذريها على الرجوع إلى الدم والعديد من هذه الخلايا تترك الحوصلة وذلك عندما يصبح حجمها أصغر . وعلى سبيل المثال فإن الحوصلة المتكونة حول طفيل الـ *Nemeritis* بواسطة يرقات الـ *Diataraxia* يصغر حجمها إلى العشر ، مما يجعل كميات كبيرة من الخلايا الابتلاعية تترك سطح الكبسولة بمرور الوقت مؤدية بذلك إلى تغيير شكل الكبسولة . والطبقة الداخلية تكون أكثر شفافية وتتكسر جدر الخلايا،بحيث تتكون طبقة مستمرة ومتجانسة من السيتوبلازم مع وجود أنوية على مسافات داخل هذه الطبقة ، وبناء عليه فإن هذا الجزء من الحويصلة يتحول إلى نسيج ضام غير حى،وذلك إما من الخلايا نفسها أو من إفرازاتها ، وفى النهاية يكون هذا النسيج هو كل ما يتبقى من الحويصلة،وعادة مايتبقى هذا النسيج داخل الحشرة بقية عمرها إما حرا داخل تجويف الجسم أو ملتصقا بالأنسجة ، وقد يحدث رد فعل طفيف لهذا النسيج،وذلك فى حالة ما إذا كان العائل مريضا أو صغير السن فقط .



(شكل ٣٠ - ٢) خلايا الدم متجمعة خارج الطفيل .

وعملية التحوصل تحدث عادة إذا كان الطفيل موجوداً فى عائل غير طبيعى بالنسبة له وعلى العموم فإن الطفيل ىوت نتيجة لنقص الأكسجين . وبعض الطفيليات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة تكون لها القدرة على مقاومة عملية تحوصل،وذلك عن طريق عمل بعض الحركات العنيفة،كما أن يرقات التاكينا الكبيرة فى العمر يكون لها أنبوبة تنفسية وهذه الأنبوبة تكون مرتبطة بالجهاز التنفسى للعائل وعلى ذلك فإن عملية التحوصل لاتعوق تنفس هذه طفيليات . وبعض الطفيليات،مثل الميتاسركاريا المتكيسة لاتتأثر بعملية التحوصل،وذلك فيما يبدو يكون سببه قلة حتياجها للأكسجين . وغالبية الطفيليات غشائية الأجنحة لايحدث تحوصل لها فى عوائلها الطبيعة وقد أشار Salt, 1961 إلى أن رد فعل خلايا الدم للأشياء الغريبة يكون مرتبطا بخواص أسطح تلك الأشياء ، وفى حالة طفيل الـ Nemeritis يقوم الطفيل بإفراز مادة معينة على سطح البيض،مما يغير من خواصها،وعلى ذلك فإن خلايا الدم لحشرة الـ *Ephertia* وهى العائل الطبيعى لهذا الطفيل لاتكون نشطة تجاه هذا البيض،وبالتالى لاتتكون الحوصلة .

٣٣-١-٦ الإفراز والتحول

ربما تكون لخلايا الدم علاقة بتكوين الأنسجة الضامة . وقد بين العالم ويجليزوورث سنة ١٩٥٦ أن هذه الخلايا تكون مهمة فى تكوين الغشاء القاعدى الطبيعى *Basment memlrane* فى بقة الرودنيس *Rhodnius* ، فعند نمو الخلايا الطلائية أثناء الانسلاخ،فإن خلايا الدم تنتشر تحت البشرة ، وخلايا الدم هذه تحتوى على سكريات عديدة من النوع المعقد العديدة التسكر *mucopolysaccharide* وهذه السكريات المتعددة تفرز لتكوين الأغشية،بينما خلايا الدم

نفسها ربما تتكسر . بعض خلايا الدم المشابهة ربما تكون أغلفة حول الألياف العضلية،وتغرس هذه الخلايا نفسها بين الألياف مكونة شبه غلاف حول الخلية قبل إطلاق إفرازاتها . وقد ناقش العالم جونس سنة ١٩٥٦ مسألة إفرازات خلايا الدم هذه .

وهناك أدلة على أن فى بعض الحشرات يكون لخلايا الدم بها علاقة تنشيط الغدة الصدرية الأمامية *Porthoracic gland* قبل الانسلاخ ، ففى بقة الـ *Rhodnius* وجد أنه فى حالة شل حركة خلايا الدم من النوع *phago cytes* تجريبيا وذلك قبل الوقت الحرج للانسلاخ،فإن غدة الصدر الأمامى تصبح غير منشطة نشاطا كاملا لإفراز هرمون الانسلاخ،مما يتسبب عنه تأخير عملية الانسلاخ ، وعادة فإن هذا النوع من خلايا الدم يكون مرتبطا بغدة الصدر الأمامى أثناء الوقت الحرج للانسلاخ،ويزداد حجمها،وتتكون بها فجوات،مما يحمل على الاعتقاد بأنها تفرز بعض المواد الضرورية لتنشيط هذه الغدة ، وخلايا الدم ذات الفجوات هذه قد وجدت أيضا فى غدة الـ *Corpora cardiaca* لحشرة الـ *Mimas* فى أثناء إنتاج الإفرازات العصبية (هيجهامان سنة ١٩٥٨) .

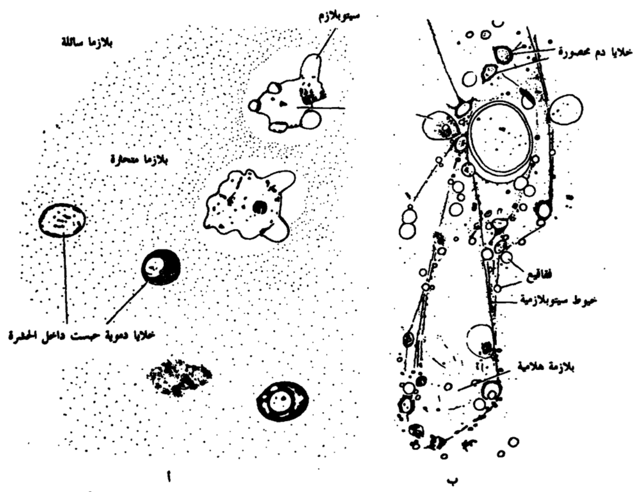
وربما كان لبعض خلايا الدم علاقة بتكوين الجسم الدهنى،وكذلك متى تكون مرتبطة بعمليات الأيض الوسطية ، وذلك يحدث فى خلايا الدم من النوع الكرى *Spherule cells* فى ذبابة اللحم *Sarcophaga*،حيث تكون هذه الخلايا موجودة بكثرة قبل عملية التخدير مباشرة ، وهذه الخلايا تحتوى على إنزيم التيروزينيز وهذا الإنزيم له أهمية كبيرة فى تصلب جليد اليرقة وإعطاؤه اللون الغامق ليتكون جلد العذراء ، فقبل عملية الانسلاخ فإن مستوى إنزيم التيروزينيز يزداد بسرعة فى خلايا الدم تلك التى تتجمع أسفل خلايا البشرة وكذلك حول القصبات الهوائية ثم بعد ذلك تتكسر تلك الخلايا مفرزة الإنزيم فى البلازما ، والأنزيم المفرز لا يتفاعل مع التيروزين الموجود فى الحال،وذلك ربما يرجع فيما يبدو إلى القوة الإختزالية الضعيفة لنسيج الهيموليف ، وفى أثناء وقت التعذير تزداد قوة الهيموليف الاختزالية زيادة كبيرة وفجائية ، وعلى العموم فإن العالم جونس ١٩٦٢ قد بين أن خلايا الدم من النوع الكرى *Spherule* ليست أساسية لعملية التصلب والأسوداد فى جلد العذراء .

وبما كان لبعض خلايا الدم ارتباط ببعض المظاهر الأخرى المتصلة بعمليات الأيض الوسطية والتى لم تعرف حتى الآن ، كما أن لها وظيفة أخرى وهى توصيل المواد الغذائية إلى أجزاء الجسم المختلفة ، فالجليكوجين يكون مستواه عالياً فى خلايا دم يرقات حشرة الـ *Prodinia*،ولكنه يقل أثناء عملية التشكل عندما يتم استهلاكه ، كما أن المحتويات الدهنية تكون موجودة فى الخلايا عندما تتغذى الحشرة على غذاء يحتوى على الدهون .

وفى بعض الحالات فإن خلايا الدم نفسها تتكسر،وذلك لكى تمد بعض الأنسجة الأخرى بالمواد الغذائية.وقد أثبت ذلك العالم جونس ١٩٥٦،حيث وجد أن خلايا الدم المحببة فى ذبابة اللحم تختفى من الدم أثناء الطور العذرى ، وفى حشرات الـ *Ephestia* تلتصق خلايا الدم بكميات كبيرة فى أغشية الأجنحة أثناء نموها.وقد وجد أن محتويات هذه الخلايا تمر إلى خلايا البشرة لكى تمدها بالغذاء .

التئام الجروح والتجلط Wound healing and Coagulation : تساهم خلايا الدم فى التئام الجروح ، فالأنسجة التى تعرضت للضرر يتم التهامها ، وخلايا الدم من النوع بلازماتوسيت يخرج منها امتدادات،حيث تلتقى بالامتدادات الخارجة من الخلايا الأخرى لتكون شبكة خلوية ، وقد يتجلط السائل البلازمى فى هذه الشبكة،مما يعمل على انسداد موضع الجرح حتى يتم تجديد خلايا الإيبدرمس .

وقد اعتبر العالم بيرد سنة ١٩٥٠ أن التجلط يتكون إما نتيجة لإلتصاق خلايا الدم مع بعضها أو يكون نتيجة تخثر السائل البلازمى،ولكن العالم جريجورى سنة ١٩٥١ ، ١٩٦٤ قد اعزى التجلط إلى خلايا الدم وحدها . كلا النوعين من التجلط يحدث،وكلتاهما عبارة عن اختلافات لنفس العملية،والتى تدخل فيها خلايا الدم من النوع سيستوسيت (الخلايا الزجاجية) ، ففى الحفار وبعض الحشرات الأخرى نجد أنه عندما يتعرض الدم نتيجة للجرح إن الخلايا الزجاجية تتوقف عن الحركة وينتشر السيتوبلازم منها بسرعة ويتكون بها فجوات ، وحول كل خلية من تلك الخلايا الزجاجية يتكون هالة رقيقة من البلازما (شكل ٣٠ – ٣ أ) وبمرور الوقت تزداد تلك الهالة فى الكثافة والكمية ، ثم تتخثر هذه المواد،مما يجعل الخلايا الزجاجية أن تكون محاطة بمناطق متخثرة،مما يعمل كمصيدة باقى أنواع خلايا الدم الأخرى . والنوع الآخر من التجلط يحدث على سبيل المثال فى عديد من يرقات مرشفية الأجنحة وخنافس القلف،وهنا نجد أنه لا تتكون جزر متخثرة،ولكن الخلايا الزجاجية ترسل امتدادات خيطية مستقيمة والتى تلتصق مع بعضها أو مع الأشياء الغريبة مكونة شكلاً شبكيًا من تلك الامتدادات ، كما هو واضح فى شكل (٣٠ – ٣ ب) ، وببطء فإن السائل الموجود داخل هذه الامتدادات يصبح هلامى القوام ويتخثر ، الأنواع الأخرى من خلايا الدم قد تلتصق بهذه الامتدادات أو يتم اصطيادها أثناء التخثر ، وهذا النوع من التجلط



شكل (٣٠ ـ ٣) التخثر فى الحفار أ- التجلط الذى حدث حول زوج من خلايا الدم حبس معه ثلاث خلايا دموية أخرى ب - التجلط فى حشرة Cybrus أنتجت الخلايا الدموية شبكة من الخيوط السيتوبلازمية حيث التصق بها خلايا دموية وأجسام غريبة أخرى .

يكون أكثر تأثيراً من النوع الأول ، وفى بعض الحشرات التابعة لرتبتى غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة فإن عملية التجلط تكون عبارة عن مزيج من هذين النوعين السابقين من أنواع التجلط .

وليس من المعروف ما إذا كانت خلايا الدم الزجاجية والتى تنتج هذين النوعين المختلفين من التجلط تنتمى إلى مجموعة واحدة أم لا . والاختلاف فى ميكانيكية التخثر ربما يرجع إلى افراز كميات كبيرة أو صغيرة من المواد التى تحدث الجلطة أو انه ربما يعكس الاختلافات فى مكونات البلازما المتخثرة ومن الشائع أن خلايا الدم من نوع سيستوسيت تكون حوالى ٥٠٪ من خلايا الدم ولكن أعدادها تختلف وهذا الإختلاف عموماً يعكس مدى استعداد البلازما فى تكوين الخثرة ، وعلى أى حال فإن هذه الخلايا موجودة فى عديد من الحشرات التابعة لرتبة مختلفة الأجنحة *Heteroptera* والأفراد البالغة من رتبة ثنائية الأجنحة والتى ليست لها القدرة على إحداث التجلط .

٣٠ - ٢ الأنسجة الضامة Connective tissues

لا تحتوى الحشرات على نسيج ضام خلوى بالمقارنة بالفقاريات،ولكن بالرغم من ذلك فإن الأنسجة الضامة تكون موجودة،حيث ترتبط مع بعضها وتعمل على تعلق الأنسجة الأخرى فى تجويف الجسم ، فالجهاز القصبى يلعب دوراً مهماً فى ارتباط الأجهزة (مثل المبيض مثلا) مع بعضها ، ولكن بالإضافة إلى ذلك فإن معظم الأعضاء فى تجويف الدم تكون مرتبطة بواسطة غشاء غير خلوى عادة ، ومعظم هذه الأغشية تكون رقيقة ولكن فى بعض المناطق الخاصة،فإنها تكون نامية بصورة أكثر قوة ، وهذا يحدث خاصة فى الصفائح العصبية (أنظر شكل ٢٣ ـــ ٨) وفى الحشرات البالغة من حرشفية الأجنحة فإن هذا النسيج غير الخلوى يكون أكثر تغلظاً من الناحية الظهرية ويعمل على ربط عضلات الحجاب الحاجز السفلى (شكل ٢٩ - ١) .

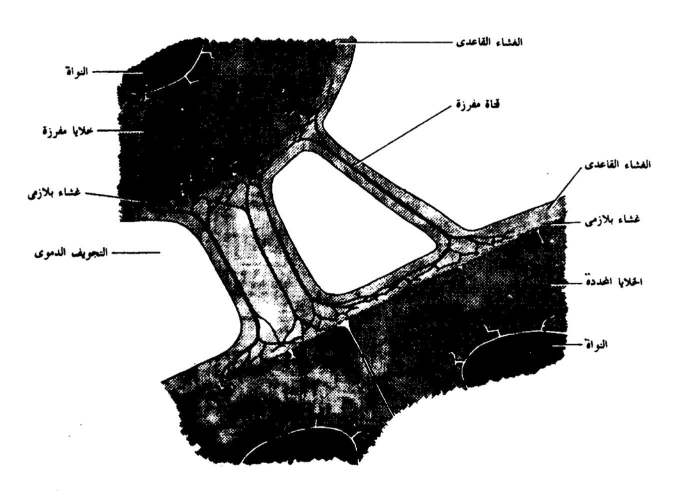
والنسيج الضام الذى يربط أعضاء مختلفة يكون عادة متصلا ، فعلى سبيل المثال فإن الغشاء القاعدى لخلايا البشرة يكون متصلاً بالغشاء الذى يغلف العضلات وهذا الغشاء يكون متصلاً بالغشاء الذى يغلف العصب حينما تكون العضلات متصلة بالأعصاب .

وفى حالات عديدة فإن النسيج الضام يكون عبارة عن إفرازات للخلايا التحتية ، وهذا يحدث على سبيل المثال فى الغشاء المغلف للأعصاب،ولكن فى بعض الحالات فإن خلايا الدم من النوع (خلايا دموية بلازمية) تفرز سكراً عديداً من النوع العديد التسكر لتضاف إلى مادة الغشاء ، وقد لوحظ حدوث ذلك فى الغشاء القاعدى لخلايا البشرة وأغشية غلاف العضلات التى تغلف العضلات النامية . والأهمية النسبية لخلايا الدم والخلايا الموجودة أسفل الأنسجة فى هذه الناحية غير معروفة .

وتكون السكريات المعقدة عديدة التسكر المتعادلة الجزء الأكبر للنسيج الضام وفى بعض الأحيان فإن ألياف من مادة تشبه الكولاجين تدخل فى تركيب هذه الأنسجة ، ويحدث ذلك فى الأغشية المغلفة للأعصاب،كما فى النسيج الضام للعقدة العصبية السمعية للجراد وفى بعض الأحيان كما فى الغشاء القاعدى لأنابيب ملبيجى ، كما أن الليبيدات تكون موجودة فى هذه الأنسجة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

وتنكسر أغشيته الأنسجة الضامة فى العذراء وفى الغشاء الضام المغلف للجهاز العصبى لدود الشمع على الأقل فإن خلايا الدم تساعد على إتمام هذه العملية . وأغشية الأنسجة الضامة فى الحشرات الكاملة لايتم تكوينها إلا بعد تكون الأنسجة التى تبطنها (الأنسجة التى أسفلها).وهذه الأغشية تكون غائبة تماما من الأنسجة التى يحدث فيها إنقسامات .

ووظيفة الأنسجة الضامة الأساسية هى تدعيم وربط الأنسجة ببعضها والطبيعة المطاطة للنسيج الضام الذى يغلف المبيض *tunica propria* يساعد فى عملية التبويض بينما فى يرقات ثنائية الأجنحة،فإن أغشية الأنسجة الضامة تكون وظيفتها توصيل الإفرازات من مكان إنتاجها إلى الأعضاء تؤثر فيها ، فعلى سبيل المثال فخلايا غشاء حول القلب فى يرقات ذباب اللحم تكون مرتبطة بالقلب بواسطة جدائل أو خيوط من الأنسجة الضامة وتمر قنوات دقيقة خلال هذه الأحبال،وتنشأ هذه القنوات نتيجة لتجمع قنوات دقيقة فى الغشاء المحدد لخلايا حول القلب،ثم تمر إلى جدار القلب (شكل ٣٠ - ٤) . ومن المفترض أن المواد التى تتحكم فى ضربات القلب يتم توصيلها عن طريق هذه القنوات .



شكل (٣٠-٤) رسم توضيحى يبين القنوات فى الأنسجة الضامة تجرى من الخلايا المفرزة إلى الخلايا المحددة .

وهناك قنوات مشابهة توصل مابين الغدة الحلقية والقلب، مما أدى إلى الاعتقاد بأن إفرازات هذه الغدة يتم توصيلها إلى القلب، والذى يعمل على توزيعها إلى جسم الحشرة كله عن طريق الدم بكفاءة عالية . والقنوات تكون متواجدة فى بعض الأغشية الأخرى، ولكنها تكون غير موجودة فى أغلبها . وهذه القنوات تكون موجودة بوضوح فقط عند وجود الخلايا المفرزة ، وهذا النظام يسهل النقل السريع والمنتظم للإفرازات للأعضاء التى تتأثر بها .

ويعتقد أن أغشية الأنسجة الضامة ربما كونت حواجز حول الأنسجة، مما يمنع الدخول الحر للمواد الموجودة فى الدم ولكن عند مقارنة هذه الأغشية بالأغشية المغلفة للخلايا العصبية، فإننا نجد أن الأخيرة لايكون لها أى مقاومة لانتشار المواد .

الفصل الواحد والثلاثون

الغـــدد الصمـــــاء والهرمـــونات

THE ENDOCRINE ORGANS AND HORMONES

تنتج الغدد الصماء هرمونات تنتقل عادة عن طريق الدم إلى الأعضاء المختلفة للجسم مؤدية إلى تنظيم نشاط الأعضاء المختلفة على المدى الطويل ولذا فإن نظام الغدد الصماء يعتبر مكملا لعمل الجهاز العصبى .

والغدد الصماء نوعان : أولاهما : الخلايا العصبية المفرزة فى الجهاز العصبى المركزى والثانية الغدد الصماء المتخصصة . والخلايا العصبية المفرزة والتى ربما تكون عبارة عن خلايا عصبية محركة وتُكوِّن إرتباط بين نظام الغدد الصماء والجهاز العصبى . وكلا النوعين السابقين ينتج هرمونات تنطلق بطريقة مباشرة أو غير مباشرة من أعضاء يتم تخزينها فيها إلى الدم ، وفى بعض الحالات الأخرى تنتقل الهرمونات المنتجة من الخلايا العصبية المفرزة إلى العضو المؤثر فيه عن طريق المحور العصبى للخلية المفرزة للهرمون ، والتنبيه العصبى يؤدى عموما إلى انطلاق الهرمونات ، وفى بعض الحالات فإنه من المؤكد تمامًا أن الهرمونات تؤثر مباشرة فى أنوية خلايا العضو المؤثر فيه ، لذا تحدث تغيرات مباشرة مناسبة لهذا التأثير ، ولكن فى بعض الحالات يكون تأثير الهرمونات غير مباشرة .

والهرمونات فى الحشرات كثيرة ومختلفة التأثير لدرجة أن الهرمونات التى تفرز من عضو واحد يمكن أن يكون لها تأثيرات مختلفة ، وتؤثر الهرمونات على عمليات الانسلاخ والتطور وتكوين البيض والتغيرات فى اللون وتنظيم النشاط اليومى للحشرة .

٣١-١ الغدد الصماء **Endocrine organs**

توجد أعضاء الغدد الصماء فى الحشرات على صورتين،هما :

الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى الجهاز العصبى المركزى وغدد صماء خاصة ، مثل غدة الكوربورا ***Corpora allata*** والكوربورا كاردياكا *Corpora. Cardiaca* وغدة الصدر الأمامى ***Prothoracic glands*** .

٣١-١-١ الخلايا العصبية المفرزة

توجد الخلايا المفرزة العصبية المفرزة فى العقد العصبية للجهاز العصبى المركزى. وهذه الخلايا تشبه الخلايا العصبية ذات المحور العصبى، غير أنها تتميز بقدرتها الإفرازية ، وهذه الافرازات تكون حبيبيه وتصبغ بصبغات خاصة وتتحرك من جسم الخلية خلال المحور العصبى . وهناك عدة أنماط من هذه الخلايا (أ ، ب ، جـ) ويمكن تمييزها عن بعضها بواسطة استجابة كل منها لصبغه معينة، ولكن فى تقسيم كثير من العلماء لهذه الأنواع يكون هناك تداخل بين هذه الأنواع أو ربما تكون هذه التداخلات نتيجة لحدوث مراحل إفرازا مختلفة للخلية الواحدة ، ومن المحتمل أن تكون هذه الحبيبات عبارة عن حامل للهرمون فقط ، والتى يمكن أن تكون بروتينًا وزنه الجزيئى كبير مرتبطا بجزىء الهرمون الصغير فى الحجم ، وعند انطلاق الهرمون فى صورته النهائية، فإنه ينفصل عن حامله ليدخل الدم ، وقد افترض أن وجود تلك الحبيبات فى حالة يمكن رؤيتها فى حالة ارتباطها مع الهرمون فقط . وكمية تلك الحبيبات فى الخلية المفرزة يكون نتيجة للتوازن بين سرعة إنتاجها وسرعة إنتشارها . ويعتبر بعض الباحثين أن الخلية المملوءة بتلك المواد الحبيبية تكون فى حالة إفراز نشط للهرمون بينما يعتبرها البعض الآخر أنها فى حالة غير نشطة (فى حالة تجميع أو حاله تخزين للهرمون)، ومن المحتمل أن تكون كلتا وجهتى النظر صحيحة تحت ظروف مختلفة .

ويكون نشاط الخلايا العصبية المفرزة على إحدى الصورتين الآتيتين ، فإما أن تفرز تلك الخلايا هرمون يؤثر مباشرة على العضو بوضوح التأثير، أو أنها تؤثر على غدد صماء أخرى، وبالتالى تُحفّز لإفراز الهرمون وفى حالة الأخيرة، فإن الخلايا العصبية المفرزة تعمل كوسيط بين الجهاز العصبى والغدد الصماء وهناك عدد كبير من الخلايا المفرزة موجودة فى الجهاز العصبى، ولكن من المحتمل أنها لاتنتج كلها هرمونات .

الخلايا العصبية المفرزة فى المخ Neurosecretory Cells of the brain توجد مجموعتان من الخلايا العصبية المفرزة على كل جانب من جانبى المخ وهذه المجاميع تكون فى الحواجز بين المخية Pars intercerelbralis قرب الخط الوسطى والمحاور العصبية لتلك الخلايا وتمتد إلى الخلف خلال المخ وبعض تلك المحاور، أو كلها تعبر فوق مجموعة المحاور الأخرى القادمة من الجانب الآخر حتى تصل إلى الجانب المعاكس لمنشأها . وتخرج فى النهاية من المخ مكونة عصبين يصلان إلى غدة الكوربس كاردياكم ومعظم الألياف تنتهى فى هذه الغدة، ولكن بعضها يمتد إلى الكوربس الاتم ، وفى الجراد تمتد تلك الألياف بعد ذلك إلى القناة الهضمية الأمامية ثم إلى العقدة العصبية تحت المرىء (شكل ٣١ - ١) . وفى معظم الحشرات عديمة الأجنحة تكون الخلايا العصبية المفرزة الوسطية موجودة داخل كبسولة منفصلة فى النسيج الضام ويعرف باسم العضو الأمامى الجانبى على السطح الظهرى للمخ، ولكن فى فصيلة Machilidae فإن تلك الخلايا تكون أمامية كما فى الحشرات ذات الأجنحة .

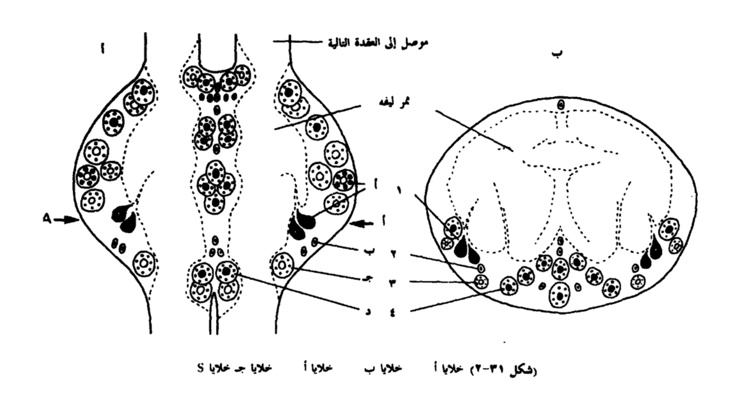
والمجموعة الثانية من الخلايا يختلف مكان وجودها ، فأحيانا توجد فى وضع قريب من غدة الكوربورا بيدونيكيولاتم *Corpora Peden Culata*، وأحيانا أخرى تكون موجودة بين الغدة السابقة والعضى البصرى *Optical Lobes* وفى بعض الحشرات التابعة لرتبتى ثنائية الأجنحة وغشائية الأجنحة، فإن خلايا تلك المجموعة تكون مشابهة لخلايا المجموعة الأولى الموجودة فى مقدمة المخ فى موضع الحواجز بين المخية *Pars intercerebralis* ويخرج من خلايا

المجموعة الثانية هده عصب ثانى يمر خلال المخ إلى غدة الكوربس كارديا كم،وفى الجراد فإن بعض الألياف تمتد من هذا العصب أيضا إلى غدة الكوربس ألاتم .

وإفرازات الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى المخ تمر خلال محاور الخلايا العصبية إلى غدة الكوريورا كارديا كا أو غدة الكوربورا الأتم ، حيث يتم تخزينها فى تلك الغدد أو تنطلق منها مرة ثانية ، وقد أقترح بعض الباحثين أن تلك الافرازات عبارة عن المواد الأولية التى ينتج منها الهرمونات من مختلف الأعضاء ، فإفرازات الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى مقدم المخ تفرز أو تساعد غدة الصدر الأمامى فى تأدية وظائفها كما أنها تحث أو تنبه تخليق البروتين بالأضافة إلى التحكم فى فقد الماء ونمو البويضات ونشاط الحشرة . ليس من المعروف ما إذا كانت التأثيرات المختلفة السابقة تحدث نتيجة هرمون واحد ، أو أنه توجد عدة هرمونات منفصلة ، ولكن وجود عدة أنماط مختلفة من الخلايا العصبية المفرزة يعضد فكرة وجود أنواع مختلفة من الإفرازات لتلك الخلايا .



(شكل ٣١-١) شكل توضيحى بين العلاقة بين الغدد الصماء الرئيسية



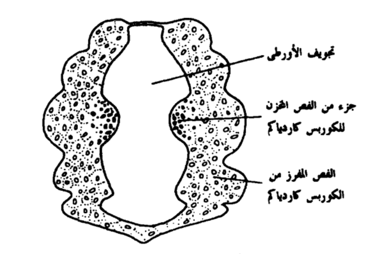
(شكل ٣١-٢) خلايا أ خلايا ب خلايا أ خلايا جـ خلايا S

الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى العقد الأخرى Neurosecretory Cells of other ganglia: توجد أعداد كبيرة من الخلايا العصبية المفرزة فى العقد العصبية البطنية للحبل العصبى ، ففى دودة الحرير توجد خلايا مفرزة فى العقد العصبية أكثر من تلك الموجودة فى المخ،ولكن فى الجراد يحدث العكس وهناك أنواع مختلفة من تلك الخلايا تنتشر فى العقد العصبية المختلفة (شكل ٣١ - ٢)،ولكن فى بعض الأنواع تكون وجودها مقتصراً على عقد عصبية خاصة .. وإفرازات تلك الخلايا يمكن أن تمر عبر العصب الذى يربط العقد العصبية فى أى اتجاه،كما أنها يمكن أن تمر عبر العصب الذى يربط بين العقد العصبية فى الأعصاب الطرفية أيضا . ومن المفترض أن الإفرازات المنتجة يتم إطلاقها فى الدم بهذه الطريقة أو أنها فى بعض الأحيان يتم حملها مباشرة إلى العضوالذى سوف تؤثر فيه ووظيفة تلك الخلايا غير معروفة على وجه العموم،ولكن فى بعض الحالات تكون لها علاقة بنشاط الحشرة وفى بعض الحالات الأخرى تكون مرتبطة بتنظيم الماء .

٣١-١-٢ غدة الكوربورا كاردياكا

هى عبارة عن زوج من الأعضاء « أو فصوص » يكونان مرتبطين بالأورطى ، مكونين جزءًا من جذرها (شكل ٣١ - ١ ، ٣١ - ٣) وفى الأنواع الراقية التابعة لرتبتى حرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة وكذلك بعض الأنواع التابعة لثنائية الجناحين،فإنها تكون منفصلة عن الأورطى . وهذه الغدة ليست موجودة فى الحشرات ذات الذنب القافز *Collembola* . وكل عضو أو فص من فصوص تلك الغدة يحتوى على نهايات المحاور العصبية للخلايا العصبية المفرزة الموجودة،كما أن بعض المحاور العصبية الأخرى تمر خلالها إلى غدة الكوربورا ألاتم ، بالإضافة إلى

ذلك فإن بعض الخلايا الغروية *glial Cells* ذات السيتوبلازم الرائق الذى يوجد به فجوات والخلايا العصبية التى تكون جزءًا من الجهاز الحشوى وخلايا مفرزة حقيقية لها امتدادات سيتوبلازمية طويلة ممتدة فى اتجاه حافة أو طرف الغدة ، وهذه الامتدادات قد تكون وظيفتها إطلاق إفرازات الغدة إلى الدم (شكل ٣١ - ٣) .



(شكل ٣١ - ٣) قطاع عرضى خلال الجزء الأمامى لغدة الكوربورا كاردياكا للجراد الصحراوى (هجمان ١٩٦١) .

وغدة الكوربورا كاردياكا تخزن وتطلق الهرمونات المنتجة بواسطة الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى المخ والتى تكون مرتبطة معها بزوج واحد أو زوجين من الأعصاب ، وبالإضافة إلى ذلك فإن الخلايا المفرزة الحقيقية تفرز هرمونات تكون مسئولة عن تنظيم ضربات القلب ولها تأثيرات فسيولوجية أخرى . وفى بعض الأحيان فإن الخلايا المسئولة عن التخزين والخلايا المفرزة الموجودة داخل الغدة تكون متداخلة مع بعضها ولكن فى الجراد فإن هناك جزء من الغدة يكون مسئولا عن الإفراز وجزء آخر تكون وظيفته التخزين .

٣١-١-٣ غدة الكوربورا الأَلاتم

هى عبارة عن أجسام غدية وعادة ماتكون عبارة عن غدتين واحدة على كل جانب من جانبى المرىء (شكل ٤٧٤) وفى الأنواع الراقية من ثنائية الأجنحة فإن هاتين الغدتين ترتبطان مع بعضهما وتكونان غدة واحدة وسطية ، وكل غدة من هاتين الغدتين تكون متصلة بغدة الكوربورا كاردياكم الموجودة على نفس الجانب الموجودة فيه تلك الغدة بواسطة العصب القادم من الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى المخ ، وبالإضافة إلى ذلك فإنه يوجد عصب دقيق يوصل بين الكوربورا ألاتم والعقدة العصبية التحت مريئية ، وهذا العصب يكون عصبًا رئيسيًا فى الحشرات التابعة لرتبة ذباب مايو *Ephemeroptera*، حيث إن العصب القادم من الكوربس كاردياكم غير موجود فى تلك الحشرات ، وفى حشرات السمك الفضى *Thysanura* فإن غدة الكوربورا ألاتم تكون موجودة فى قواعد الفكوك، وبالإضافة إلى ذلك فالعصب الدقيق الذى يربطها مباشرة بالعقدة العصبية التحت مريئية فإن الغدة تكون مرتبطة بواسطة أعصاب غير مباشرة بتلك العقدة عن طريق أعصاب تمر من قواعد الفكوك العليا والسفلى إلى العقدة العصبية الموجودة تحت المرىء .

وفى السمك الفضى *Thysanura* وفازميدى *Phasmidae* فإن الغدة تكون عبارة عن كرة من الخلايا الغدية مجوفة من الداخل وفى بعض الحشرات الأخرى قد تكون عبارة عن عضو صلب ذى خلايا غدية ومفرزة وغالبا ماتوجد فجوات بين الخلايا . والخلايا المفرزة فى الغدة الغير نشطة لحشرة الـ *Leucophaea* تكون نجمية الشكل ولها إمتدادت على الناحية اليمنى ممتدة إلى الخارج ولكن فى الغدة النشطة فإن الغشاء الخلوى يميل أن تكون حافته الخارجية مستوية . وغدة الكوربورا ألاتم يكون لها دورات إفرازية مع ملاحظة أن حجم الغدة يكون مرتبط بهذه الدورة الإفرازية ، وعندما يزداد حجمها،فإن الأنقسام النووى يزداد بها،ولكن فى هذه الحالة،فإن النسبة بين حجم الأنوية إلى حجم السيتوبلازم تتناقص ، وعندما يقل حجم الغدة فإن غدة الأنوية يقل،وبالتالى فإن النسبة بين الحجم النووى والحجم السيتوبلازمى تزداد . وليس من المعروف ما إذا كانت كل خلية تجتاز دورة واحدة من النشاط الافرازى قبل أن تتحطم وتتلاشى تلك الخلية أم أنها تمر بأكثر من دورة،ولكن من المعروف أن تلك الخلايا تعيش لفترة قصيرة .

والكوربس ألاتم تنتج هرمون الشباب الذى ينظم التشكل فى الحشرات وتكوين المح فى البيض،وهذا الهرمون أو هرمونات أخرى لها العديد من الوظائف الأخرى .

٣١-١-٤ غدة الصدر الأمامى

غدة الصدر الأمامى أو غدة الصدر عبارة عن زوج من الغدد المنتشرة فى خلف الرأس أو الصدر (شكل ٣١ - ١) ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة السمك العفى *Thysanura*،فتكون موجودة فى قاعدة الشفة السفلى وكل غدة غنية أو مغذاة بقصبات هوائية كثيرة وغالبا تكون مغذاة أيضا بأعصاب،ولكن هذه القصبات الهوائية والأعصاب تكون غائبة فى بعض حشرات غمدية الأجنحة ومختلفة الأجنحة *Heteroptera* وهذه الغدد تظهر دورات من النمو مرتبطة بالإفراز ، وفى أثناء فترة عدم النشاط تكون أنويتها صغيرة وبيضاوية الشكل،ولكن فى الغدد النشطة،فإن الأنوية تكون كبيرة الحجم وذات فصوص وتكون الخلية متحوية على سيتوبلازم قابل للصبغ بعمق ، وكذلك يزداد عدد الأجسام السبحية (الميتاكوندريا) حول النواة والشبكة الأندروبلازمية تصبح أوسع . وفى البداية ، فإنه يتم تخليق الحامض النووى الريبوزى *RNA*،ثم بعد ذلك فإن الـ *RNA* يمر إلى السيتوبلازم،حيث يتم تخليق البروتين ، ومن المفترض أن هذا ينعكس على تخليق الإنزيمات المسئولة عن تخليق هرمون الإنسلاخ.وعند قرب نهاية الدورة فإن الأنوية يصبح حجمها صغيرًا مرة ثانية .

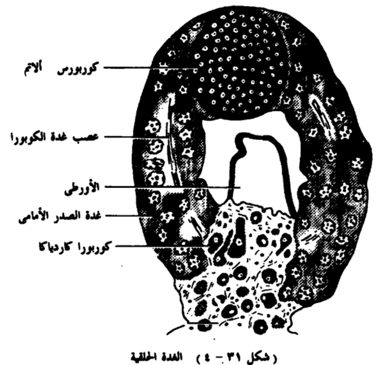
وتفرز غدد الصدر الأمامى هرمون الإنسلاخ *(ecdysone)* وباستثناء الحشرات التابعة لرتبة السمك الفضى *Thysanura* والتى تتسلخ أثناء الطور الكامل وكذلك الجراد الانفرادى،فإن هذه الغدة تتلاشى بعد آخر انسلاخ للحشرة وتكوين الطور الكامل .

٣١-١-٥ الغدة الحلقية

فى يرقات الـ *cyclorrhaphus* من ثنائية الأجنحة،فإن الغدة الحلقية تكون محيطة للأورطى فوق المخ مباشرة (شكل ٣١ - ٤) وهى تتكون من غدة الكوربورا ألاتم وغدة الكوربس كاردياكم وغدة الصدر الأمامى،حيث

يكونون ملتحمين مع بعضهم على الرغم من أنه يمكن تحديد كل عضو منهم . والغدة الحلقية تكون متصلة بالمخ بواسطة زوج من الأعصاب،كما أنها تكون متصلة أيضا بالعصب الجارى *Current nurve* .

وفى يرقات النيماتوسيرا *Nematocera* فإن تلك الغدد تكون منفصلة تماماولكن فى يرقات براكيسيرا *Brachycera* فإنها تكون قريبة الشبه بالنوع الأول،على الرغم من أن غدة الكوربس ألاتم تميل إلى أن تكون منفصلة كفص وسطى مفرد .



(شكل ٣١ - ٤) الغدة الحلقية

٣١-١-٦ نضج الخلايا البيضية

فى معظم الحشرات تقوم غدة الكوربورا ألاتم بدور هام فى التحكم فى نمو الخلايا البيضية وتطورهاوعموما فإن غدة الكوربورا ألاتم تنشط بواسطة إفراز من الخلايا العصبية المفرزة الوسطية فى المخ ويؤدى الهرمون المفرز دوراً فى ترسيب المخ فى الخلايا البيضية . وتقوم التنبهات المختلفةوالتى تعمل عن طريق الجهاز العصبى بالتحكم فى إفراز الخلايا العصبية الوسطية فى المخ،فإن غدة الكوربورا ألاتم لاتصبح نشطة إلا فى حالات معينة مثل تأثير طول اليوم ودرجة الحرارة وحالة التغذية فى الحشرة . وفى الجراد فإنه خلايا المخ المفرزة لاتنشط إلا بواسطة التزاوج أو فرمونات الذكور أو عن طريق النشاط الاضطرارى . وفى حشرة الايدس *Aedes* من رتبة ثنائية الأجنحة فإن إتساع المعى نتيجة للتغذية يكون السبب فى عملية التنبيه وأحيانا يكون نشاط غدة الكوربورا الآتم مسيطرًا عليه (مكيوت) ففى الحشرات الولوده من الصراصير يكون نشاط الغدة مسيطراً عليه عن طريق الأعصاب المتصلة بالغدة – ولذا فإنه عند قطع هذه الأعصاب يكون ذلك كافياً لحث الإفراز الهرمونى . ويكون الهرمون المفرز من الكوربورا الآتم سببا فى الحث على زيادة تخليق البروتين فى الدم ليكون متاحاً لتكوين المح . وعند إزالة الغدة فى

الجراد الصحراوى من الأناث لايتكون المح بالرغم من وجود كمية كافية من المح فى الدم وهذا أدى إلى إستنتاج أن الهرمون المنتج من الكوربورا الاتم يعمل مباشرة على الخلايا البيضية أو الخلايا ذات الشكل الورق بالمبيض المتحكم فى حركة البروتين إلى داخل الخلايا البيضية .

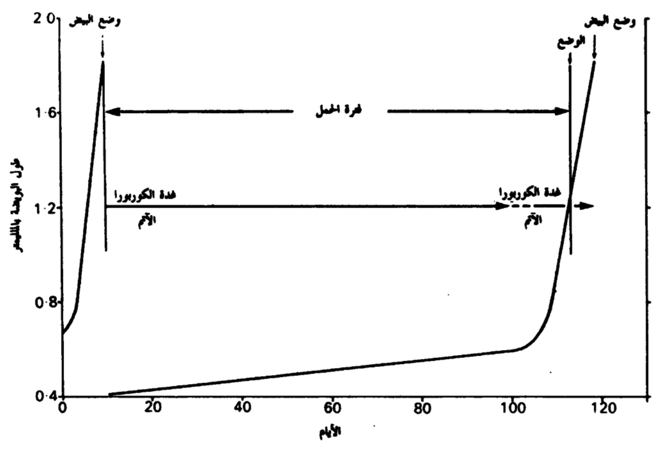
ولايقتصر عمل الهرمون المفرز من الخلايا المفرزة فى المخ على التحكم فى إفراز الكوربورا الآتم،ولكنه يكون ضروريا لتخليق البروتين وخاصة فى حشرتى *Calliphora* . ولاينطبق ذلك على كل الحشرات . وقد وجد أن وجود الخلايا المفرزة ليس ضروريا فى حشرة مثل *Rhodnius* حيث أن إزالة هذه الخلايا لايكون مؤثرا على النمو الطبيعى للخلايا البيضية .

كما وجد أنه عند إنتهاء عملية ترسيب المح فى الخلايا البيضة فإن غدة الكوربورا الآتم ترجع غير نشطة ويكون هذا ضرورياً حيث إنه يجب أن يبدأ نضج السلسلة البيضية الثانية قبل وضع المجموعة الأولى ولم يعرف ماذا يحكم هذه التغييرات فى نشاط غدة الكوربورا الآتم . وفى حشرة *Iphita* من مختلفة الأجنحة *Hetevoptesa* فإنه من المحتمل أن تثبط خلايا المخ المفرزة بواسطة الهرمون من الخلايا البيضة كاملة التطور أو النمو،ولكن فى أنواع أخرى فإن ذلك لايحدث،ولكن يُكبت نشاطها فى هذه الحالة بواسطة الجهاز العصبى . وفى حشرات رتبة دبليوبترا *Diploptera* وبعض الصراصير،فإن البيض يظل فى الرحم أثناء التطور الجنينى . ويتمدد جدار كيس الحضنة عن طريق كيس البيض *Ootheca* ويحدث التنبيه لمستقبلات فى الجدار،مما يؤدى إلى تنبيه الجهاز العصبى لاحداث تثبيط فى غدة الكوربورا الآتم فلا تنتج هرمون فيها،ولذا لايحدث بلوغ فى خلايا بيض أخرى . وأثناء عملية الحمل تتأقلم المستقبلات الموجودة فى جدار كيس الحضنة أو يتأقلم الجهاز العصبى المركزى نفسه . ببطء ولذا فإن عند وقت الولادة فإنه تزول عملية تثبيط غدة الكوربورا الآتم وتبدأ خلايا بيضية جديدة فى البلوغ . وبهذه الطريقة تنتج دورات تطور نمو للخلايا البيضة على أقل فترات ممكنة.والشكل (٣١ – ٥) يوضح نمو وتطور الخلايا البيضية فى الـ *Diploptera* والصراصير الولادة .

ومن المحتمل أن يكون الهرمون الذى يؤثر على عملية نمو الخلايا البيضة هو نفسه هرمون الشباب والحالة الوحيدة التى يقوم فيها هرمونات بعملية تحديد أشكال الأفراد فى مجتمع النمل *Kaloterms*،ولكن حتى فى هذه الحالة فمن المحتمل أن يكون ذلك راجعاً إلى هرمون واحد،لكن التركيز هو العامل المحدد للمظهر *Caste* .

والافراز المتحكم فى نمو الخلية البيضية يخلق وسيلة لانتاج البيض وتوجيه إنتاجه فى الظروف البيئية المناسبة وفى حشرات *Phasmida* والحشرات البالغة من رتبة حرشفية الأجنحة،فإن غدة الكوربورا الآتم لاتلعب دوراً فى هذا المجال .

وفى حشرات *Carausius* والتى تتوالد بكريا وتستمر التغذية وإنتاج البيض فيها فإنها لاتحتاج هذه العمليات لتنظيم إفرازات جسمية معينة . وهناك أنواع من رتبة حرشفية الأجنحة والتى يوضع فيها البيض على هيئة لطع (تجمعات) يوضع البيض فى أثناء النمو العذرى وفى هذه الحالة تعتبر المبايض منافسة للنمو.وتتأثر الأطوار المبكرة من العذراء بهرمون الشباب،بينما هناك أنواع أخرى من حرشفية الأجنحة والذى يوضع فيها البيض فى مرحلة البلوغ تلعب غدة الكوربورا الآتم دوراً فى هذه العمليات كما فى الحشرات الأخرى .



(شكل ٣١-٥) يوضح نمو وتطور الخلايا البيضية فى الصراصير الولادة .

٣١-١-٧ الوظائف الأخرى للهرمونات

التمثيل الغذائى Metabolism : غالبا مايكون فعل الهرمونات مصحوباً بزيادة فى استهلاك الأكسجين،وذلك تبعا للزيادة فى عمليات التخليق وفى بعض الحالات قد تكون تلك الزيادة فى استهلاك الأكسجين راجعة إلى التأثير المباشر على عمليات الأكسدة الفوسفورية . وهرمون غدة الكوربس ألاتم عادة يكون له تأثير تنبيهى (تحفيزى) لعمليات التمثيل الغذائى الأساسية ، وفى خنافس الـ *Leptiontarsa* عند إستئصال هذه الغدة يؤدى ذلك إلى تحلل الأجسام العضلية *sarcosomes* فى عضلات الطيران . ومن المعتقد كذلك أن تأثير هرمون الانسلاخ قد ينبه عمليات التمثيل لبعض البروتينات الخاصة ، وفى بعض الحالات فإنه من المعروف أن الهرمونات يكون لها تأثير مباشر لعمليات التمثيل الغذائى .

توازن الماء Water balance : هناك بعض الأدلة على أن إخراج الماء يتم التحكم فيه بواسطة هرمون معين ، فبقة الـ *Rhodnius* تفرز كمية كبيرة من الماء بعد تناولها وجبة الدم مباشرة،وعلى ذلك فإنه يتم تركيز الغذاء ، وقد وجد

العالم *Maffrell* سنة ١٩٦٢ أن النشاط الإخراجي لأنابيب ملبيجي يكون محكوما مباشرة عن طريق هرمون يفرز من الكتلة العصبية الموجودة فى الصدر الأوسط ، ويبدأ إخراج الماء خلال ثلاث دقائق من بداية الحشرة لتناولها الغذاء والانتقال السريع للهرمون يكون ضروريا بالتسهيل هذه العملية ومما يساعد على انتقال الهرمون السريع هو زيادة معدل دوران الدم والذى ينتج هو الآخر نتيجة التقلصات القوية للقناة الهضمية .

والهورمون المنظم لإخراج الماء ينتج أيضا بواسطة مخ حشرة الـ *Anisotarsus* التابعة لغمدية الأجنحة ، وإفراز هذا الهورمون يتم تنبيهه عن طريق الحبل العصبى المركزى وربما يكون هناك أعضاء حس فى العقد العصبية البطنية تكون حساسة للمحتوى المائى للهيموليف . وهناك أيضا بعض الأدلة على إنتاج الهرمون المنظم لإدرار الماء بواسطة الخلايا العصبية المفرزة فى حشرات كل من *Iphilia, Blalerus, Periplaneta* والجرادهوذلك على الرغم من أن قد يكون من الممكن أن هذا التأثير يحدث نتيجة للتأثير الهورمونى على بعض عمليات التمثيل الأخرى .

وهناك أيضا براهين على وجود هورمون يمنع إدرار البول فى الحشرات ففى الجراد ونجد أن بعض الخلايا العصبية المفرزة فى العقد العصبية البطنية تطلق إفرازاتها التى تعمل على عدم إدرار البولهوذلك عند فقد الحشرة للماء ، وقد وجد هذا الهرمون أيضا فى الصراصير والـ *Iphita* والـ *Blalerus* .

وإطلاق الهرمون الذى يعمل على إخراج الماء من حشرات الـ *Rhodnius* والصراصير يتم التحكم فيه بواسطة إشارات حسية يتم استقبالها من البطن .

رقم الإيداع : ٧٠٤٦/ ١٩٨٨

دار المدينة المنورة للطبع والنشر

« كتب الدار العربية للنشر والتوزيع »

• فى العلوم الزراعية والإنتاج الحيوانى :

— الكائنات الدقيقة .. عمليًا	هارى سيلى
— دليل الإنتاج التجارى للدجاج « جزء أول — جزء ثان »	جاك نورث
— عالم الميكروبات	روجر ستانير
— علم الحيوان « جزء أول — جزء ثان — جزء ثالث — جزء رابع »	هيكمان
— السيطرة على الآفات	روبرت ل. ميتكاف
— علم التربة والأراضى « مبادىء وتطبيقات »	هوزنيتر
— الاقتصاد الزراعى « المبادىء والسياسة الزراعية »	كريستوفر ريتسون
— النباتات العطرية ومنتجاتها الزراعية والدوائية	الشحات نصر أبو زيد
— أساسيات علم الوراثة	سيد حسنين ، فتحى عبد التواب
— الاتجاهات الحديثة فى المبيدات ومكافحة الحشرات (جزء أول — جزء ثان)	محمد عبد المجيد ، زيدان عبد الحميد
— التغذية العلمية والتطبيقية : للدجاج — الطيور بأنواعها — الأرانب — الأسماك »	أسامة الحسينى ، صلاح أبو العلا
— أساسيات إنتاج الخضر ، وتكنولوجيا الزراعات المكشوفة والمحمية « الصوبات »	أحمد عبدالمنعم حسن
— التدريبات الوراثية العملية — مبادىء علم الوراثة	إلدون جاردنر
— مقدمة فى نباتات الزينة	روى لارسون
— محاصيل الخضر	طومسون
— حيوانات المزرعة	جون هاموند
— علم البساتين	جانيك
— أساسيات أمراض النبات	دانيال روبرتس
— الحشرات « التركيب والوظيفة » (جزء أول — جزء ثان)	تشابمان
— بساتين الفاكهة المستديمة الخضرة - بساتين الفاكهة متساقطة الأوراق	وليم تشاندلر
— إنتاج اللبن واللحم من المراعى	ويلكنسون

• سلسلة العلم والممارسة فى المحاصيل الزراعية :

— الطماطم — البطاطس — البصل والثوم — القرعيات — تكنولوجيا الزراعات المحمية « الصوبات » ، الخضر الثمرية	أحمد عبد المنعم حسن
— كروم العنب وطرق إنتاجها	جميل سوريال وآخرون

• فى العلوم الحيوية والأغذية :

— الغذاء بين المرض وتلوث البيئة	أحمد عبد المنعم عسكر ، محمد حمودة
— الطريق إلى الغذاء الصحى « أسس صحية علمية تطبيقية »	مصطفى عبد الرزاق نوفل
— أساسيات علوم الأغذية والتصنيع الغذائى	محمد على جمعة وآخرون
— المواد الحافظة للأغذية	إيرش لوك
— التغذية الصحية للإنسان	موترام
— أسس علوم الأغذية	جون نيكرسون

• كتب أخرى :

— السرطان والجسامة سليمان « قصة علمية »	على حسن

ISBN - 977 - 1475 - 24X